

方位残効と運動残効のメカニズム

中島悠介

第 1 章：序論	3
1.1. 方位と運動の視覚処理	4
1.2. 視覚的残効	5
1.3. 随伴性残効	7
1.4. 視覚の座標系	8
1.5. 分化瞬目条件付けを用いた知覚の測定	10
1.6. 本研究の目的	12
第 2 章：周辺情報随伴性方位残効	16
2.1. 実験 1	16
2.1.1. 方法	16
2.1.2. 結果	18
2.1.3. 考察	20
第 3 章：周辺情報随伴性運動残効	23
3.1. 実験 2	23
3.1.1. 方法	23
3.1.2. 結果	26
3.2. 実験 3	29
3.2.1. 方法	27
3.2.2. 結果	31
3.3. 考察	32
第 4 章：分化瞬目条件付けを用いた方位残効の座標の検討	36
4.1. 実験 4	36
4.1.1. 方法	36
4.1.2. 結果	39
4.2. 実験 5	41
4.2.1. 方法	42
4.2.2. 結果	43
4.3. 考察	44

第 5 章：総合考察.	48
5.1. 周辺情報随伴性残効のメカニズム.	48
5.2. 周辺情報随伴性残効の座標.	50
5.3. 運動と形の情報の結合.	52
5.4. 方位残効の脳内処理過程.	53
5.5. 分化瞬目条件付けによる知覚の測定.	55
第 6 章：結論.	58
引用文献.	61

第 1 章：序論

ヒト視覚系は、外界を認識するために、複雑な物体や光景の情報を、まずは単純な情報に分解する。分解された明るさ、色、方位、大きさ、運動、奥行きなどの視覚情報は、異なる視覚領域が別々に独立して処理していると考えられている。また、視覚経路の初期段階では低次の情報が処理され、視覚経路を進むにしたがい、これらの低次の情報が統合されて複雑な情報が処理されるようになると考えられている。このような視覚系の働きは、霊長類の神経細胞活動を記録する神経生理学的な研究と、神経細胞の投射様式を描記する神経解剖学的研究によって明らかにされてきた。単一細胞活動記録を始めとする神経生理学的研究は、刺激に対する神経細胞の応答を直接的に調べることができる非常に強力な方法である。一方、脳の活動を直接測定しない心理学者も、「残効」現象を使って知覚処理の脳内過程について多くのことを明らかにしてきた。残効は、神経細胞の特性をよく反映することが知られており、知覚の脳内過程を間接的に調べることができる非常に有効な手段とされる。

本研究は、ヒトの視覚の処理過程を理解するために、方位残効と運動残効のメカニズムについて検討する。方位と運動は、比較的低次の視覚特徴であり、あらゆる視覚認識の場面で必要となる情報である。また、方位と運動の処理過程は、他の様々な視覚特徴の処理過程のモデルとなり得る。したがって、方位と運動のさらなる理解は、視覚全般の処理メカニズムの理解にも寄与すると考えられる。

具体的に、本研究では、残効の特殊な種類である随伴性残効について検討を行う。随伴性残効は、ある視覚特徴についての残効が他の視覚特徴に随伴して生じる現象であり、異なる視覚特徴同士が結合する仕組みについての知見をもたらす。第 2 章と第 3 章では、方位残効と運動残効が周辺の文脈的な情報に随伴するかどうかを検討する。また、残効が視覚経路のどの段階で生じているかということを調べるために、これらの随伴性残効の座標系について検討する。第 4 章では、単純な方位残効の座標系を検討する。方位残効がどの座標で生じるかということに関しては、現在も活発な論争が続いている。本研究では、従来の心理物理学的測定法の代わりに、パブロフ型条件付けを用いて残効の強さを測定する。植物状態の患者や深麻酔で意識を失っている患者で条件付けが可能であることから、条件付けは意識と独立であることが示唆

されている。条件付けを使えば、判断の処理が加わる以前の視覚処理を切り出すことができる可能性があり、より客観的で、知覚的現象の効果に対して感度の高い測定が可能であると考えられる。

1.1. 方位と運動の視覚処理

視覚システムは階層構造を形成しており、異なる視覚皮質の領域が異なる視覚的特徴を処理するとされる(DeYoe & Van Essen, 1988; Livingstone, & Hubel, 1988; Riesenhuber, & Poggio, 1999; Van Essen & Maunsell, 1983)。視覚経路の低次の段階では、コントラスト、方位、空間周波数、色、奥行き、運動といった単純な視覚特徴が処理される。そして、単純な視覚特徴同士が統合され、その情報が高次領域へ送られることにより、しだいに複雑な物体や動きの処理がなされると広く考えられている。

ある視覚領域が、特定の視覚特徴を特異的に処理している場合、その領域内には、その視覚特徴に対して選択性を持つ細胞が数多く存在している。例えば、方位を処理する領域では、個々の神経細胞がそれぞれ特定の方位にだけ反応する。V1(第1次視覚野)の神経細胞の多くが線分あるいは輪郭線の方位に選択性を示すことから、方位は基本的にV1で処理されると考えられている(DeYoe & Van Essen, 1988; Hubel & Wiesel, 1959; 1968)。ただし、V2(第2次視覚野)でも半分以上の神経細胞が方位に選択性を持ち(Burkhalter & Van Essen, 1986; Gegenfurtner, Kiper, & Fenstemaker, 1996)、V4(第4次視覚野)においても、方位に選択性を持つ細胞が少数存在する(Gallant, Braun, & Van Essen, 1993)。

V1の多くの神経細胞は、運動の方向にも選択性を示す(DeYoe & Van Essen, 1988; Hubel & Wiesel, 1959; 1968)。また、MT(Middle temporal area, V5: 第5次視覚野)では、大半の神経細胞が運動方向に選択性を持っている(Allman & Kaas, 1971; Maunsell & Van Essen, 1983; Mikami, Newsome, & Wurtz, 1986)。運動に関しては、複数の視覚領域が異なる役割でその処理に関わっていると考えられている(Burr & Thompson, 2011; Nishida, 2011)。例えば、運動

刺激は、輝度の差によって背景と運動する物体が区別される1次運動と、輝度以外のコントラストの差やテクスチャの違いなどによって背景と運動物体が分離される2次運動に分類される。この2種類の運動は異なる視覚経路で処理されることが示されている(Nishida, Ledgeway, & Edwards, 1997)。また、運動刺激のコントラストの処理はV1といった低次の領域で行われるが(Boynton, Demb, Glover, & Heeger, 1999)、グローバルモーション刺激のコヒーレンスはMTといったより高次の領域で処理されている(Burr, Morrone, & Vaina, 1998)。

1.2. 視覚的残効

視覚系の機能を心理物理学的に調べる手法として、残効がよく用いられてきた。方位残効は、ある方向に傾いた線分をしばらく眺めて順応した後、垂直の線分を見ると、順応刺激と反対の方向に傾いて知覚される現象である(Gibson & Radner, 1937)。また、運動残効とは、一方向への動きを見続けた後に、静止しているものが逆方向に動いているように見える現象である。残効は神経細胞の応答特性を反映しており、視覚処理のメカニズムを明らかにする上で重要な知見である。ウサギの網膜神経節細胞は運動刺激に対して良く応答する。この網膜神経節細胞において、最適方向の運動刺激をしばらく提示すると、自発的活動の発火頻度が低下した(Barlow & Hill, 1963)。この自発発火が低下する時間は、残効の一般的な持続時間と近かった。一方、反対方向の運動刺激を提示した後では、自発発火に変化はなかった。これらの結果から、順応によって順応刺激の方向に対する神経細胞の応答が一時的に低下することと、運動残効はその逆方向への応答が相対的に大きくなることによって生じることが示された。残効は、脳の視覚システムの性質、すなわち神経細胞がどのような視覚特徴に選択性を持っていて、どのようなメカニズムでそれを処理しているか、ということ調べる事が可能であり(Mollon, 1974)、心理学者の微小電極と呼ばれる(Frisby, 1979)。

残効が視覚経路のどの段階で生じているかということ、両眼間転移によって調べることができる。左右の眼からの信号は、V1の神経細胞で初めて統合される。した

がって、順応刺激を片眼だけに提示し、テスト刺激をもう片方の眼に提示した時に残効が観察されれば、その残効がV1以降の視覚領域で生じているということが示唆される。方位 (Virsu & Taskinen, 1975; Walker, 1978)、空間周波数 (Blakemore & Campbell, 1969) の残効では両眼間転移が観察される。ただし、その効果は、順応とテストを同じ眼で行った場合と比較して弱い。高次の視覚領域では、ほぼ全ての細胞が両眼性であるのに対して、V1 では両眼性の細胞の割合が低い。したがって、両眼間転移の効果が弱いことは、低次の視覚領域で残効が生じていることを示唆している。運動残効に関しては、残効の種類、運動刺激の種類によって両眼間転移が観察されるかどうか異なる。運動残効は、テスト刺激として静止した刺激を用いる静止運動残効と、運動刺激を用いる動的運動残効の2種類に分類される。静止運動残効は1次運動での順応によってのみ起こり、両眼間転移は半分程度の強さで生じる。一方、動的運動残効は1次運動と2次運動のどちらの順応でも起こり、両眼間転移は100%の強さで生じる (Nishida, Ashida, & Sato, 1994)。このことから、V1 といった低次の領域が、1次運動および静止運動残効の処理に関与しており、MT といった比較的高次の領域が、2次運動および動的運動残効の処理に関与していることが示唆されている。

残効は、低次の視覚特徴だけでなく、高次の視覚刺激でも観察される。顔に関しては、形 (Webster & MacLin, 1999)、アイデンティティ (Leopold, O'Toole, Vetter, & Blanz, 2001)、性別、人種、表情 (Webster, Kaping, Mizokami, & Duhamel, 2004) の残効が報告されている。さらに、視線の向きの残効も報告されている (Jenkins, Beaver, & Calder, 2006)。顔の残効に関して、形の残効 (Yamashita, Hardy, Valois, & Webster, 2005)、アイデンティティの残効 (Leopold et al., 2001)、性別の残効 (Afraz & Cavanagh, 2009) など順応刺激とテスト刺激の大きさが異なっても効果が観察されたことから、紡錘状回といった高次の視覚領域がこれらの残効に関与していることが示唆される。

1.3. 随伴性残効

残効の特殊な形態として、2つの視覚特徴が対になった刺激への順応によって、片方の視覚特徴の残効が他方の視覚特徴に随伴する現象が知られている。例えば、赤と黒の垂直の格子刺激と、緑と黒の水平の格子刺激を交互に繰り返し見た後に白と黒の格子刺激を提示すると、格子が垂直の場合は白の部分が緑に、水平の場合は赤に見える(Figure 1)。この方位随伴性色残効は最初に報告された随伴性残効であり、マッカロー効果と呼ばれる(McCollough, 1965)。他にも、色随伴性の方位残効(Held & Shattuck, 1971)、運動残効(Favreau, Emerson, & Corballis, 1972)、空間周波数残効(May & Matterson, 1976)や、運動随伴性色残効(Hepler, 1968)、奥行き随伴性運動残効(Anstis & Harris, 1974)など多くの異なる視覚特徴の組み合わせの随伴残効が報告されている。

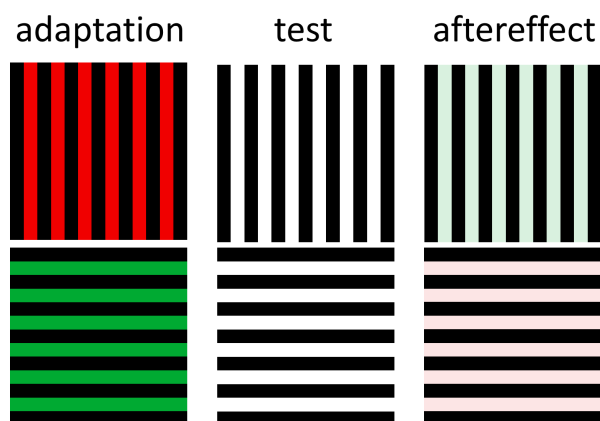


Figure 1. マッカロー効果。格子刺激の方位に、色の残効が随伴して生じる。

随伴性残効は、通常の残効と異なり、長時間持続することが知られている。色随伴性残効では、数十分間の順応で24時間(Favreau et al., 1972; Hepler, 1968)、もしくは数日(Mayhew & Anstis, 1972)にもわたって効果が持続する。この事実から、神経細胞の短時間の活動の低下によって説明される単純な残効と異なり、随伴性残効は2つの視覚特徴の処理過程の連合や学習といったメカニズムが関与していると考えられている(Barlow, 1990; Murch, 1976; Skowbo, 1984)。一方、もともと2つの視覚特徴に同時に選択性を持つ神経細胞が、単純な残効と同様に順応し

て”疲弊”することによって、随伴性残効が生じるという考えもある (McCollough, 1965; Stromeyer, 1978)。実際に、V1 には方位と色の両方に選択性を持つ神経細胞が存在することが示されている (Johnson, Hawken, & Shapley, 2008; Michael, 1978)。また、方位随伴性色残効 (McCollough, 1965; Murch, 1972; Stromeyer, 1972)、色随伴性運動残効 (Murch, 1974) では両眼間転移が生じないため、これらの効果は比較的低次の領域で生じていると考えられる。

1.4. 視覚の座標系

我々が知覚する視覚像は、眼球運動によって網膜像が絶えず変化しているにも関わらず、安定している。この安定性に寄与すると考えられているのが、空間座標の表現である (Burr & Morrone, 2011; Melcher & Morrone, 2015)。視覚像は初めに網膜に映り、網膜上の位置関係を保ったまま視覚経路を先へ進む。このような網膜座標による位置表現は網膜部位再現(Retinotopy)と呼ばれている。V1 などの初期の視覚野は、網膜座標で視覚入力 that 表現されている。一方、空間座標では、対象の位置を外界の座標における空間位置として表現している (Figure 2)。この座標表現では、対象の視覚像が網膜のどの位置にあるかということとは独立であるため、眼球運動の影響を受けない。網膜座標から空間座標への変換は、安定した視覚像を知覚するために必要であると考えられている (Burr & Morrone, 2011; Melcher & Morrone, 2015)。また、この座標変換は、対象と自分自身の体の相対的な位置関係の情報を得る事が可能になるため (この場合は自己中心座標や体中心座標とも呼ばれる)、対象を掴む時の手の到達運動を行う際などにも必要である (Galletti, Battaglini, & Fattori, 1993; 1995; Snyder, Grieve, Brotchie, & Andersen, 1998)。神経生理学的な研究により、V6 (Galletti et al., 1993; 1995) や VIP (Ventral intra-parietal area) (Duhamel, Bremmer, BenHamed, & Graf, 1997) など高次の視覚領域の神経細胞が、空間座標の表現と対応した活動を示すことが明らかにされている。また、fMRI を用いた研究により、hMT (Human middle temporal area) (d’Avossa et al., 2007) や hMST、LO (Lateral occipital

area)、V6(Crespi et al., 2011)など比較的高次の視覚領域において、運動信号が空間座標で表現されていることが報告されている。

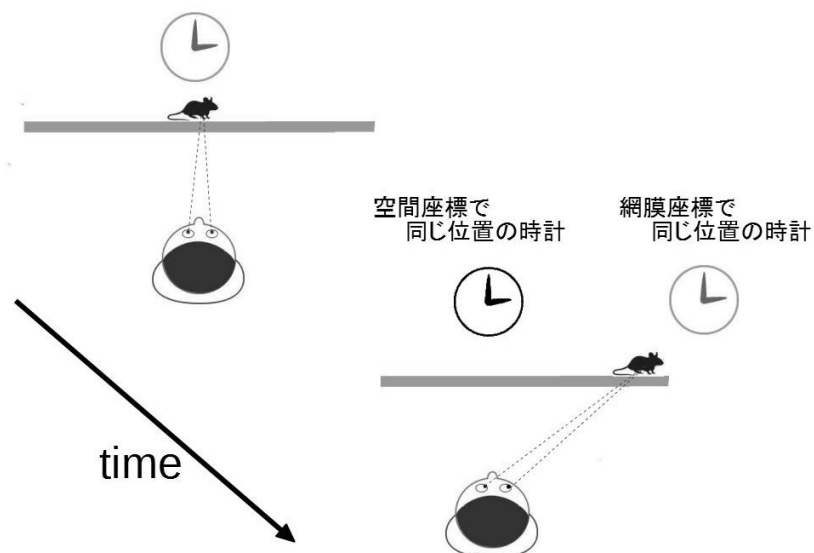


Figure 2. 網膜座標と空間座標における対象の位置。空間座標では、視線方向とは独立に、外界空間の座標で時計の位置を表現している。

空間座標の表現を心理物理学的に調べるために、視覚的な残効がよく用いられる。順応刺激を提示してからテスト刺激を提示するまでの間に視線を移動させることによって、2つの刺激を特定の座標では同じ位置となるように提示し、他の座標では異なる位置となるように提示することができる。これにより、複数の座標の効果を分離することができる。また、低次の視覚領域では網膜座標が関与しており、高次の視覚領域では空間座標が関与しているという事実から、残効が視覚経路のどの段階で生じているかということを調べることができる。基本的に残効は、順応刺激とテスト刺激を網膜座標で同じ位置に提示する時に、最も強い効果が観察される。しかし、いくつかの残効では、2つの刺激を網膜上では異なる位置であるが、刺激を提示するスクリーン画面上で同じ位置に提示した時にも効果が観察され、空間座標でも残効が生じることが示されている。Melcher(2005)は、コントラスト、方位、形、顔の残効がどの座標で生じるかを検討した。順応刺激を提示した後、参加者にサッケード眼球運動を行わせ、テスト刺激を順応刺激と網膜座標において同じ位置、もしくは空間座標において同じ

位置に提示した。コントラスト残効は網膜座標だけでしか生じなかったが、方位、形の残効は、網膜座標で観察される残効より弱い空間座標でも効果が観察された。また、顔の残効は網膜座標と同程度の効果が空間座標で観察された。この結果は、方位や形などの基本的な視覚情報が、空間座標が関与する皮質領域で処理されていることを示唆する。さらに、視覚情報が複雑になるにしたがって、空間座標表現がより現れやすくなることを示している。方位残効は他の研究によっても空間座標で観察されることが示されている(Melcher, 2007; Zimmermann, Morrone, Fink, & Burr, 2013)。また運動残効においても、空間座標で効果が観察されるという報告がある(Ezzati, Golzar, & Afraz, 2008)。しかし、方位残効(Knapen, Rolfs, Wexler, & Cavanagh, 2010; Mathot & Theeuwes, 2013)と運動残効(Knapen, Rolfs, & Cavanagh, 2009; Wenderoth & Wiese, 2008)に関しては、網膜座標だけでしか観察されないという報告もいくつかあり、結果は一致していない。一方、顔の残効は、空間座標で効果が生じるだけでなく、順応刺激とテスト刺激を網膜座標においても、また空間座標においても異なる位置に提示しても、ある程度効果が生じる(Melcher, 2005; Leopold et al., 2001)。これらの結果は、高次の知覚処理であるほど空間座標が関与するという考え(Melcher, 2005)と一致する。ただし、顔の残効でも、空間座標ではなく網膜座標だけで効果が観察されるとする報告もある(Afraz & Cavanagh, 2009)。

1.5. 分化瞬目条件付けを用いた知覚の測定

恒常法は2肢強制選択法などの方法によって観察者の主観を出来る限り排除しており、主観的現象である知覚体験を測定する優れた方法として古くから用いられてきた。それでも、心理物理学的測定法は観察者の主観的な判断に依存しているため、主観的バイアスの影響を根本的に避けられない。事実、知覚弁別課題において、意図的に反応バイアスを加えたり、判断基準を変化させたりした場合と、実際に知覚の状態に変化が生じた場合の心理測定関数を区別できないことが報告されている(Morgan, Dillenburger, Raphael, & Solomon, 2012)。したがって、ヒトの知覚

処理を正確に測定するためには、主観的なバイアスを排除したより客観的な方法が必要である。

知覚の測定に、パブロフ型条件付けの一種である分化瞬目条件付けを用いることができる。条件刺激(CS+)の提示の一定時間後に、無条件刺激として観察者の眼にエアパフを吹き付ける。エアパフは眼に当たった直後に、無条件反応である瞬き反射を誘発する。このような条件刺激と無条件刺激の対提示を繰り返すと、瞬目条件付けが成立し、条件刺激が提示された時に、条件反応である瞬き反射が生じるようになる。また、学習時に、条件刺激と異なる刺激(CS-)を単独で提示する試行を含めた場合、観察者がCS+とCS-を弁別していれば、CS-に対しては条件反応は生じず、CS+に対してだけ条件反応が生じるようになり、分化条件付けが成立する。このようにして、条件付けを用いることによって異なる刺激を弁別できているかどうかを調べることができる。

パブロフ型条件付けは意識と独立であることが示唆されている。瞬目条件付けでは、条件付けとは無関係の課題に注意を向けさせ、条件刺激と無条件刺激の関係性に意識的に気づかなくさせても分化条件付けが成立する(Clark & Squire, 1998)。恐怖条件付けでは、連続フラッシュ抑制(Tsuchiya & Koch, 2005)を用いて条件刺激である視覚刺激を意識的に完全に見えなくさせても条件付けが成立する(Raio, Carmel, Carrasco, & Phelps, 2012)。さらに、植物状態や最小意識障害のように覚醒しているが意識をほぼ完全に失った患者であっても、分化瞬目条件付けが生じることや(Bekinschtein, Shalom, Forcato, Herrera, Coleman, Manes, & Sigmán, 2009)、睡眠中であっても音刺激と匂い刺激の条件付けが成立すること(Arzi, Shedlesky, Ben-Shaul, Nasser, Oksenberg, Hairston, & Sobel, 2012)が報告されている。したがって、条件付けを用いることによって、言語化され判断される以前の知覚を切り出せる可能性がある。

瞬目条件付けに関わる神経回路は小脳を中心として脳幹の核、脳神経などで構成されている(Freeman & Steinmetz, 2011)。条件刺激(音や光刺激)が提示されると、その感覚信号が橋核へ伝えられる。橋核の軸索は小脳内で苔状線維となり、小脳皮質の顆粒細胞と結合する。顆粒細胞は平行線維によって同じ小脳皮質にあるプルキンエ細胞と興奮性のシナプスを形成する。プルキンエ細胞は、小脳の中心にある深

部小脳核へ抑制的に投射している。深部小脳核は小脳の出力信号を送る役割を持っており、ここから中脳の赤核を介して顔面神経の運動核へ信号が送られることにより、瞬き反応が生じる。したがって、条件刺激だけが提示される時は、プルキンエ細胞が活動するため、深部小脳核は抑制され瞬きは生じない。一方、無条件刺激であるエアパフが角膜へ刺激を与えると、三叉神経によって延髄の下オリーブ核へ感覚信号が送られる。下オリーブ核の軸索は小脳内で登上線維となり、プルキンエ細胞と抑制性のシナプスを形成する。瞬目条件付けは、平行線維と登上線維が同時に発火することによって成立する。条件刺激と無条件刺激が同時に提示されると、平行線維と登上線維からプルキンエ細胞に同時に信号が送られ、平行線維とプルキンエ細胞の興奮性シナプスに長期抑制が生じる。そうすると、条件刺激だけが提示される時でも、プルキンエ細胞が活動せず、深部小脳核に脱抑制が生じて、瞬き反応が引き起こされる。また、視覚的な条件刺激の小脳への入力経路に関しては、外側膝状体、上丘、視覚皮質からそれぞれ橋核への平行な経路が存在することが明らかとなっている (Halverson, Hubbard, & Freeman, 2009)。視覚皮質からの条件刺激信号の入力だけでも学習が生じることから、単純な光刺激だけでなく、複雑な視覚の処理を必要とする視覚刺激によっても条件付けが成立し得ると考えられる。

1.6. 本研究の目的

本研究の目的は、方位残効と運動残効のメカニズムを検討することにより、方位と運動が脳内でどのように処理されるかを明らかにすることである。本研究では、方位残効と運動残効の随伴性残効と座標系について検討する。また、条件付けを用いて方位残効の座標系をより客観的に測定することを試みる。

これまでに報告されてきた主な随伴性残効は、組み合わせる2つの視覚特徴が同じ一つの刺激に属していた。例えば、格子刺激の色の残効が、同じ格子刺激の方位に随伴して生じる (McCollough, 1965)。しかし、ある物体を知覚する時、その物体が持つ視覚特徴だけでなく、周辺の刺激からも知覚が大きく影響を受けることが知られている。例えば、物体の明るさや色の知覚は周囲の明るさ、色によって大きく変わる

(Albright & Stoner, 2002)。また、形の知覚や(Kaufman, 1979)、運動の速度と方向も(Loomis & Nakayama, 1973; Nawrot & Sekuler, 1990)周辺の情報から影響を受ける。したがって、残効も周辺の文脈から影響を受ける可能性がある。そこで、本研究では残効が周辺の情報に随伴するかどうかを検討する。

随伴性残効は、単純な残効と異なり、2つの視覚特徴の連合によって生じると考えられている(Barlrow, 1990; Murch, 1976; Skowbo, 1984)。しかし、そのような連合学習ではなく、もともと2つの視覚特徴に同時に選択性を持つ神経細胞が順応を起こすことによって、随伴性残効が生じるという考えもある(McCollough, 1965; Stromeyer, 1978)。このように随伴性残効のメカニズムは現在でもはっきりと明らかになっていない。もし残効が順応刺激の周辺に提示する情報に随伴するならば、それは異なる受容野を持つ別の神経細胞同士が結合することによって生じると考えられ、2つの視覚特徴に選択性を持つ単一の神経細胞の順応によっては説明ができない。したがって、本研究により周辺情報随伴性の残効が観察された場合、2つの視覚特徴の連合によって随伴性残効が生じるという考えが支持される。

第2章では、方位残効が周辺に提示した枠の形の情報に随伴するかどうかということと、この効果の持続時間を検討した。さらに、この周辺情報随伴性方位残効がどの座標で観察されるかを検討することにより、この効果が比較的低次の視覚経路と高次の経路のどちらで処理されているのかを検討した。第3章では、同様に、運動残効が周辺の枠の形に随伴するかどうか、およびこの効果がどの程度持続するかということを検討した。さらに、座標系の検討から、この周辺情報随伴性運動残効が処理される視覚経路について検討した。

視覚処理システムは、初期段階では低次の視覚特徴を処理し、視覚経路を進むにしたがい、低次の視覚特徴を統合してより高次の視覚情報を処理するようになると広く考えられている。このような視覚処理の階層構造は、低次の視覚領域の細胞は単純な視覚特徴に、高次領域の細胞は複雑な視覚情報に選択性を持つという神経生理学的な知見により主に定式化されてきた。しかし、実際に、低次の視覚特徴が結合して複雑な視覚情報がつくられ、その情報が高次領域で処理されるようになるという統合の処理過程自体は、直接的には十分に示されていない。さらに、特にヒトの行動に関しては、そのような視覚情報の階層的な統合処理過程を示唆する現象は十分に観

察されてこなかった。随伴性残効を用いることにより、2つの視覚特徴が結合する過程を検討することができる。さらに、随伴性残効の座標を検討することにより、統合によって視覚情報がより高次の経路で処理されるようになるかどうかということを検討することができる。

方位残効が、網膜座標のみで生じるのか、もしくは空間座標においても生じるのかということに関しては結果が一致していない。これは、空間座標における方位残効の効果が弱く、観察することが困難だからであると考えられる。空間座標における方位残効の強さは、順応刺激とテスト刺激を網膜座標、空間座標の両方において同じ位置に提示した時のおよそ半分である(Melcher, 2005; 2007)。第4章では、分化瞬目条件付けを用いて、方位残効がどの座標で観察されるのかを検討した。条件付けを用いることによって、従来の心理物理学的測定法より、客観的な測定が可能となり、残効等の知覚的現象の効果に対してより感度が高い測定が可能となる。

心理物理学的測定法は観察者の主観的な判断に依存しているため、主観的バイアスの影響を避けることが困難である。ヒトの知覚処理を正確に測定するためには、主観的なバイアスという心理物理学的測定法の問題を克服した、より客観的な方法が必要である。条件付けは意識と独立であることが示唆されている(Arzi, et al., 2012; Bekinschtein, et al., 2009; Clark & Squire, 1998; Raio, et al., 2012)。条件付けによる測定は、心理物理学的測定と比較して、判断バイアスなどの影響を受けにくい可能性がある。

方位残効がどの領域で処理されているかについては明確でない。V1の神経細胞が方位に選択性を持つこと(DeYoe & Van Essen, 1988; Hubel & Wiesel, 1959; 1968)や、方位残効の両眼間転移が弱いこと(Virsu & Taskinen, 1975; Walker, 1978)から、方位残効はV1で生じていることが示唆される。また、方位残効が網膜座標においてのみ生じること(Knapen, Rolfs, Wexler, & Cavanagh, 2010; Mathot & Theeuwes, 2013)からも、方位残効は低次の視覚皮質で処理されていることが示唆される。しかし、方位残効は空間座標でも生じること(Melcher, 2005; 2007; Zimmermann, Morrone, Fink, & Burr, 2013)から、低次の領域以外でも処理されている可能性がある。また、方位への順応時のV1神経細胞の応答特性からだけでは、知覚的な方位残効の現象が説明できないことも指摘されており、

より高次の視覚皮質も方位残効に関与している可能性が示唆されている(George-son, 2004)。第4章では、知覚的現象の効果に対して感度が高いと考えられる条件付けによる測定法を用いて方位残効の座標を測定し、方位残効の脳内処理過程について検討することを目的とする。

第5章では、第2、3、4章で得られた知見から、周辺情報随伴性残効のメカニズム、方位と運動の処理過程、条件付けを用いた知覚の測定などについて総合的な考察を行う。

第 2 章：周辺情報随伴性方位残効

第 2 章では、方位残効が、刺激周辺に提示した枠の形に随伴するかどうかを検討する。また、この効果の持続時間、および時間経過にしたがって残効がどのような減衰過程をたどるのかを調べる。さらに、この効果がどの座標で観察されるかを検討する。

2.1. 実験 1

2.1.1. 方法

実験参加者

14 名 (20-26 歳) が実験に参加した。全員が正常な視力を有していた (矯正視力を含む)。

刺激

視覚刺激は、24 インチ CRT ディスプレイ (空間解像度: 800×600 ピクセル, リフレッシュレート: 60Hz) 上に観察距離 1m で提示した。順応刺激とテスト刺激には、ガボールパッチを用いた。ガボールパッチの空間周波数は 4 c/deg 、輝度コントラストは 100%、ガウス窓の標準偏差は 0.6° 、直径は 4.0° 、背景の輝度は 25.04 cd/m^2 に設定した。

手続き

赤色の固視点 (輝度: 27.95 cd/m^2 、直径: 0.3°) を画面中央に提示し、参加者にこれを固視させた。

テスト期には、テスト刺激を持続時間 50 ms で提示した。試行間間隔は 500 ms に設定した。テスト刺激は、垂直方向から反時計回りに 2.5° の角度から 0.5° 刻みで傾けた 11 種類の刺激を用いた。また、テスト刺激だけを単独で提示する条件、テスト刺激の周囲に正方形の枠 (内径: 3.6° 、外径: 4.0°) あるいは円の枠 (内径: 3.8° 、外

径：4.2°)を対にして提示する条件の3条件を設けた。傾き角度の大きさと枠条件は試行ごとにランダム化した。参加者には、刺激が時計回りと反時計回りのどちらに傾いているかを判断させた。各々の条件について、10回の判断を記録した。

順応期では、垂直方向から時計回り、もしくは反時計回りに15°傾いた順応刺激を、持続時間3000 msで交互に提示した(Figure 3A)。半数の参加者には、正方形の枠(内径：3.6°、外径：4.0°)を、時計回りに傾いた順応刺激とともに提示し、円の枠(内径：3.8°、外径：4.2°)を、反時計回りに傾いた順応刺激とともに提示した。残りの半数の参加者は、枠と順応刺激の組み合わせを逆にした。2種類の順応刺激の交互提示を3分間続けた。順応に続けて、先に述べたテストを33試行(3(枠条件) × 11(刺激の傾き) = 33)行った。短い休憩(20秒以下)を挟んで、順応とテストを10回繰り返した。

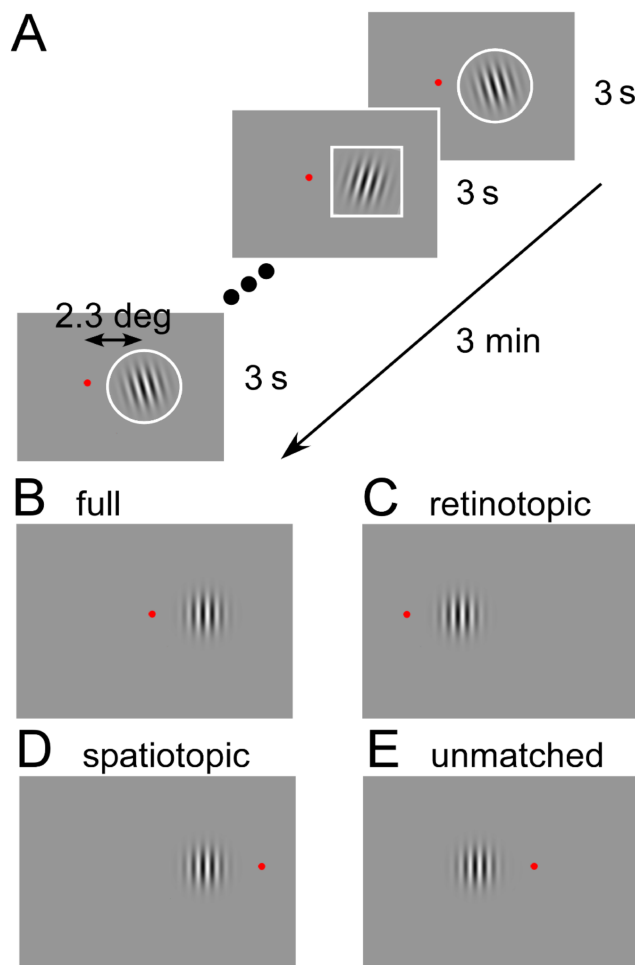


Figure 3. 視覚刺激と実験手続き。
(A) 順応期では、時計回りと反時計回りに傾いた順応刺激を3000 msずつ交互に提示した。それぞれの刺激は、円もしくは四角の枠と同時に提示した。1回の順応期は3分間続いた。テスト期では、反時計回りに2.5°から時計回りに2.5°まで、0.5°刻みで傾けたテスト刺激をランダムに50 ms提示した。テスト刺激は、円もしくは四角の枠と同時に提示した。枠を提示しない条件もあった。テストは4つの座標条件で実施された。(B) full条件。(C) retinotopic条件。(D) spatiotopic条件。(E) unmatched条件。

周辺情報随伴性残効がどの座標系で生じるのかを検討するために、4つの座標条件で一連の実験を行った。Full 条件では、順応刺激とテスト刺激を網膜上でも CRT 画面上でも同じ位置(固視点から 2.3° 右)に提示した(Figure 3B)。Retinotopic 条件では、順応刺激とテスト刺激の位置が網膜上で同じであるが画面上では異なるように、テスト期に固視点を画面中央から 5.2° 左に動かし、テスト刺激を固視点から 2.3° 右に提示した(Figure 3C)。Spatiotopic 条件では、順応刺激とテスト刺激の位置が網膜上では異なるが、画面上では同じとなるように、固視点を画面中央から 4.6° 右に、テスト刺激を固視点から 2.3° 左に提示した(Figure 3D)。Unmatched 条件では、順応刺激とテスト刺激が網膜上でも、画面上でも異なる位置となるように、固視点を画面中央から 2.3° 右に、テスト刺激を固視点から 2.3° 左に提示した(Figure 3E)。すべての座標条件で、順応期の方法は同じであった。順応が終わると、固視点を新しい位置に提示し、その 1500 ms 後にテスト刺激を提示した。固視点が新しい位置に提示された時、参加者にできるだけ早くこれを固視させた。残効の持続時間を検討するために、full 条件のテストを、順応の 1 時間後、2 時間後、4 時間後、24 時間後、48 時間後にも実施した。

2.1.2. 結果

順応前は、ガボールパッチの方位の知覚は、周辺に提示した枠に影響されなかった。しかし、順応後は、枠が方位の知覚に影響するようになった(Figure 4A)。順応期に時計回りに傾いた順応刺激とともに提示していた枠が、テスト期においてテスト刺激とともに提示された時、方位の判断は反時計回りの傾きに偏った。そして、反時計回りに傾いた順応刺激とともに提示していた枠がテスト刺激とともに提示された時、方位の判断は時計回りの傾きに偏った。

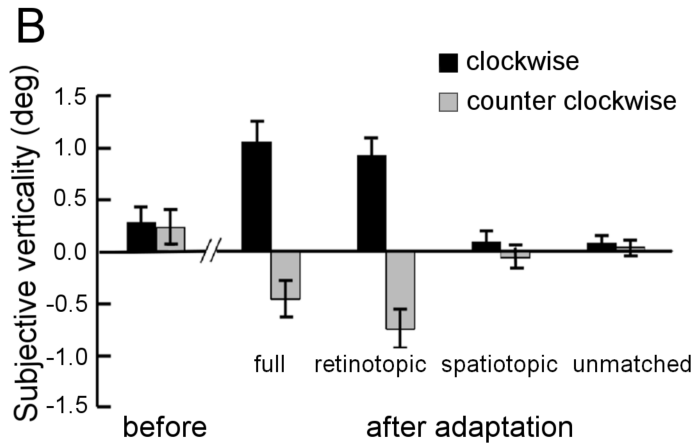
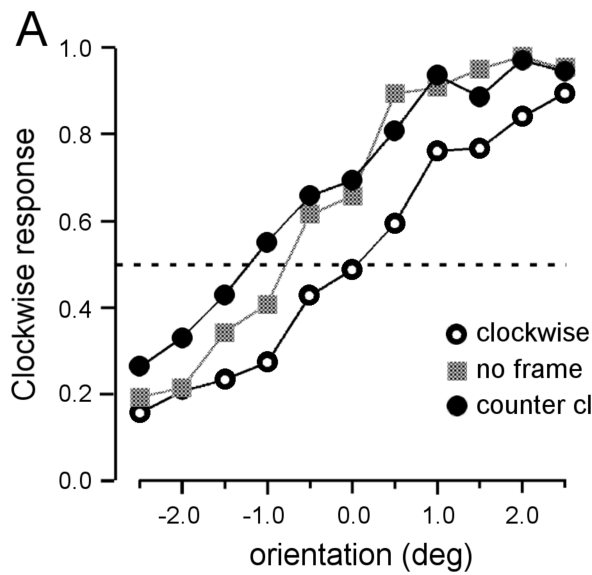


Figure 4. 周辺情報随伴性方位残効の強さ。(A) 順応後の Full 条件の傾きの判断。全実験参加者の時計回りの判断の割合の平均を、テスト刺激の傾きの関数として示す。横軸は、負の値が反時計回りを表し、正の値が時計回りを表す。(B) 順応前と順応後の PSV シフト。PSV シフトは、時計回りの枠条件と反時計回りの枠条件のそれぞれの PSV から、枠なしの条件の PSV を引いて求めた。正の値は PSV が時計回りの傾きにシフトしていることを表す。エラーバーは標準誤差を表す。

各実験参加者の実験結果に対して、最尤法で正規累積分布関数を当てはめ、主観的垂直点 (point of subjective verticality: PSV) を推定した。順応の効果を評価するために、時計回りと反時計回りのそれぞれの枠条件における PSV から、枠なしの条件における PSV を引いた値を求めた。その結果、full 条件と retinotopic 条件において、方位残効が枠の形に随伴して生じることが明らかになった (Figure 4B)。しかし、spatiotopic 条件と unmatched 条件では、随伴性残効は見られなかった。

随伴性残効の強さを、順応後の各枠条件の PSV シフトから、順応前の各枠条件の PSV シフトをそれぞれ差し引き、反時計回り枠条件の PSV シフトの符号を反転した後、2 つの枠条件の値を平均して求めた。順応前は、残効の強さは 0 より有意に大き

くなかった ($t_{13} = 0.68, p = 0.26$)。順応後では、有意な残効が full 条件 ($t_{13} = 5.80, p < 0.05$, 座標条件の t 検定では Holm-Bonferroni 法で有意水準を修正した) と retinotopic 条件 ($t_{13} = 7.33, p < 0.05$) で観察されたが、spatiotopic 条件 ($t_{13} = 0.75, p = 0.23$) と unmatched 条件 ($t_{13} = -0.04, p = 0.52$) では観察されなかった。

残効の減衰過程を検討するために、順応の 1 時間、2 時間、4 時間、24 時間、48 時間後にもテストを行った。各時間経過後の随伴性残効の強さを両対数グラフにプロットした (Figure 5)。ここから、残効の強さは線形に減衰していることがわかる。回帰直線を当てはめると、決定係数が 0.92、傾きが -0.24 であった。これは、残効が経過時間に対してべき関数で減衰していることを示す。また、残効は順応後 24 時間まで有意であった ($t_{13} = 2.57, p < 0.05$, 順応後の各経過時間の t 検定では Holm-Bonferroni 法で有意水準を修正した)。

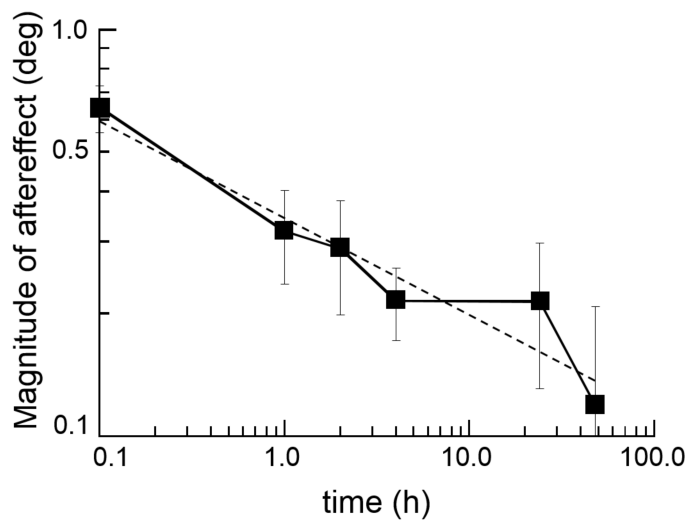


Figure 5. 順応後の経過時間の関数としての随伴性残効の強さ。順応の直後、1 時間後、2 時間後、4 時間後、24 時間後、48 時間後にテストを行った。随伴性残効の強さは、順応後の各枠条件の PSV シフトから、順応前の各枠条件の PSV シフトをそれぞれ引き、反時計回り枠条件の PSV シフトの符号を反転した後、2 つの枠条件の値を平均して求めた。横軸と縦軸が対数目盛となっている。エラーバーは標準誤差を表す。

2.1.3. 考察

方位残効が周辺に提示した枠の形に随伴することが明らかになった。時計回りと反時計回りに傾いたガボールパッチを円、もしくは正方形の枠で囲んだ状態で提示して

順応を行った後、時計回りに傾いた順応刺激とともに提示されていた枠をテスト刺激と同時に提示した時、方位の判断が反時計回りに偏った。一方、反時計回りに傾いた順応刺激とともに提示されていた枠をテスト刺激と同時に提示した時は、方位の判断が時計回りに偏った。さらに、この効果は、順応刺激とテスト刺激が網膜座標で同じ位置に提示された時には観察されたが、空間座標で同じ位置に提示された時には観察されなかった。また、この効果は、順応後の経過時間に対してべき関数で減衰し、順応の 24 時間後まで持続することが明らかになった。

これまで報告されてきた随伴性方位残効では、組み合わさる 2 つの視覚特徴が両方とも 1 つの刺激に属していた。例えば、色随伴性方位残効では、格子刺激の方位の残効が、同じ格子刺激の色に随伴して生じる(Held & Shattuck, 1971)。実験 1 によって、方位残効がガボールパッチの周辺に提示した枠に随伴して生じることが明らかになった。これは、方位残効が、同じ刺激の視覚特徴からだけでなく、周辺の情報からも影響を受けることを示している。

随伴性残効は、効果が長時間持続することが良く知られている。本研究の周辺情報随伴性方位残効でも、順応の 24 時間後まで効果が持続することが確認された。しかし、この周辺情報随伴性の効果は、単に周辺の枠の情報を利用した反応バイアスによって生じたものである可能性がある。すなわち、方位の弁別が困難な時にだけ、枠の情報がその判断に利用されただけである可能性がある。しかし、心理測定関数の傾き $((75\% \text{ 閾値} - 25\% \text{ 閾値}) / 2)$ を比較した結果、どの条件の間にも傾きに差はなかった。分散分析によって、full 条件の順応前、順応の直後、順応の 1 時間、2 時間、4 時間、24 時間、48 時間後のテストにおける心理測定関数の傾きを比較した結果、有意な主効果(順応からの時間: $F(6,78) = 0.83, p = 0.55$; 周辺の枠: $F(2,26) = 1.66, p = 0.21$)と交互作用($F(12,156) = 1.03, p = 0.42$)は観察されなかった。同様に座標条件間で比較した結果、有意な主効果(座標: $F(3,39) = 0.96, p = 0.42$; 周辺の枠: $F(2,26) = 1.61, p = 0.22$)と交互作用($F(6,78) = 1.73, p = 0.13$)は観察されなかった。これは、順応後に生じた枠なし条件と 2 つの枠条件の間の主観的等価点のずれが、反応バイアスではなく、知覚的な見えの変化によるものであることを示唆している。

随伴性残効は、両眼間転移が生じず、また網膜座標でしか生じないことが示されて

いる。マッカロウ効果は、テスト格子刺激が順応刺激とは異なる網膜の位置に提示されると、観察されなくなる(Stromeyer, 1972)。また、色随伴性運動残効では、両眼間転移が観察されない(Murch, 1974)。実験 1 で観察された周辺情報随伴性方位残効も、順応刺激とテスト刺激が同じ網膜位置に提示された時だけ観察された。この結果は、この残効が、視覚処理経路の比較的初期の段階で生じていることを示している。

方位残効は網膜座標だけでなく、空間座標でも生じることが報告されている(Melcher, 2005, 2007; Zimmermann et al., 2013)、一方、網膜座標でしか方位残効は生じないとする報告もある(Knapen et al., 2010; Mathot & Theeuwes, 2013)。本実験の結果から、方位残効は、周辺に提示された情報に随伴したとしても、網膜座標でしか生じないことが示された。

第 3 章：周辺情報随伴性運動残効

第 3 章では、運動残効が、運動刺激の周辺に提示した枠の形に随伴するかどうかを検討する。また、随伴性運動残効が観察できた時には、この効果の持続時間を検討する。さらに、この効果がどの座標で観察されるかを調べる。視野の効果を検討するために、空間座標については順応刺激とテスト刺激を左右の異なる半側視野に提示する条件と、同じ視野に提示する条件で検討する。

運動刺激には、グローバルモーション刺激を用いる。グローバルモーション刺激は、多数の小さなドットが一定の領域内で動く。一部のドットは全て同じ方向に動くが、残りのドットはそれぞれランダムな方向に動く。一定方向に動くドットの割合（コヒーレンス）が大きいほど運動方向の弁別が容易になる。実験参加者には、その領域全体がどの方向に運動しているかを判断させる。グローバルモーションは全体的な動きの知覚を検査するときに頻繁に使われる。

3.1. 実験 2

3.1.1. 方法

実験参加者

12 名（20-25 歳）が実験に参加した。全員が正常な視力を有していた（矯正視力を含む）。

刺激

視覚刺激は、24 インチ CRT ディスプレイ（空間解像度：800 × 600 ピクセル，リフレッシュレート：60Hz）上に、観察距離 1m で提示した。グローバルモーション刺激を順応刺激とテスト刺激として、黒い背景（輝度：0.1 cd/m²）の上に提示した。刺激は 200 の白いドット（輝度：112.4 cd/m²）で構成されており、各ドット（直径：0.03°）は円の窓（直径：4.6°）の内側で動いた。この円の窓はディスプレイ画面には提示しな

かった。一つのドットの提示時間は 166.7 ms で、この時間を過ぎるとドットは一旦消失させて、改めてランダムな位置に提示した。ドットの運動速度は $6.6^{\circ}/s$ であった。

手続き

赤色の固視点(輝度: 24.53 cd/m^2 、直径: 0.2°)を画面中央に提示し、参加者には固視点を見続けるように教示した。

正方形の枠(内径: 4.3° 、外径: 4.9°)もしくは円の枠(内径: 4.8° 、外径: 5.4°)の内側にテスト刺激を持続時間 900 ms で提示した。また、枠を提示せず、テスト刺激だけを単体で提示する条件も含めた。テスト刺激のコヒーレンスは、左方向に動くドットの割合が 6%、12%、18%、24%、30%と、右方向に動くドットの割合が 6%、12%、18%、24%、30%であった。左方向と右方向へ動くドット以外のすべてのドットはランダムな方向に動いた。また、全てのドットがランダムな方向に動くコヒーレンス 0%の条件も含めた。コヒーレンスと枠条件は試行ごとにランダム化した。参加者には、テスト刺激が右方向と左方向のどちらに動いているかを、全ての条件で 10 回ずつ判断させた。

順応期では、固視点から 2.9° 右の位置に、全てのドットが右方向、もしくは左方向に動く順応刺激を、持続時間 5000 ms で交互に提示した(Figure 6A)。半数の参加者には、正方形の枠を右方向へ動く順応刺激とともに提示し、円の枠を左方向へ動く順応刺激とともに提示した。残りの半数の参加者は、枠と順応刺激の運動方向の組み合わせを逆にした。枠は順応刺激の立ち上がりから 100 ms 前に提示した。2 種類の順応刺激の交互提示を 90 秒間続けた。順応に続けて、先に述べたテストを 33 試行(3(枠条件) \times 11(コヒーレンス) = 33)行った。短い休憩(20 秒以下)を挟んで、順応とテストを 10 回繰り返した。

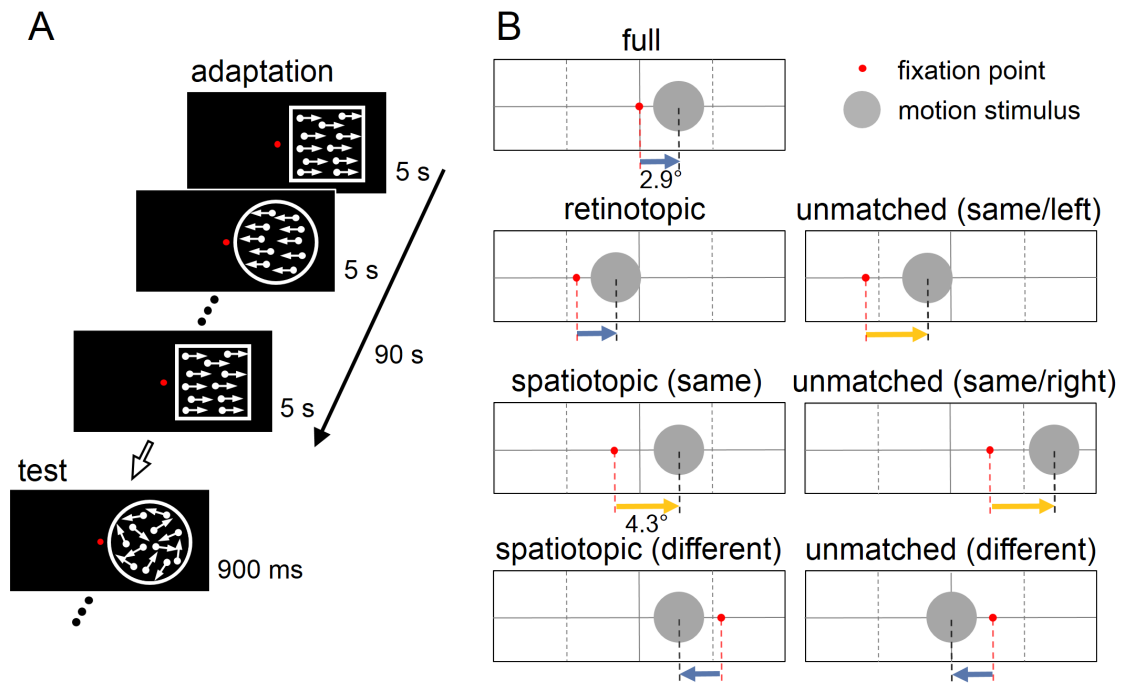


Figure 6. 実験手続き。(A) 順応期では、全てのドットが右もしくは左に動く順応刺激を5秒ずつ交互に提示した。それぞれの刺激は、円もしくは四角の枠と一緒に提示した。1回の順応期は90秒間続いた。テストでは、左方向30%から右方向30%まで6%刻みのコヒーレンスの運動刺激をランダムに900 ms提示した。テスト刺激は、円もしくは四角の枠と一緒に提示した。枠を提示しない条件もあった。(B) 座標条件。Full条件、retinotopic条件、2つのspatiotopic条件、3つのunmatched条件の全7条件でテストを実施した。

周辺情報随伴性残効の座標を検討するために、7つの座標条件で実験を行った。Full条件では、テスト刺激と順応刺激を網膜上と画面上の両方で同じ位置に提示した(Figure 6B)。Retinotopic条件では、順応刺激とテスト刺激の位置が網膜上で同じであるが画面上では異なるように、固視点を画面中心から 4.3° 左に、テスト刺激を固視点から 2.9° 右に提示した。Spatiotopic条件では、順応刺激とテスト刺激を網膜上では異なるが、画面上では同じ位置になるように提示した。Spatiotopic条件では、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示するために固視点を画面中央から 1.4° 左に、テスト刺激を固視点から 4.3° 右に提示する条件(spatiotopic(same)条件)と、2つの刺激を異なる半側視野に提示するために、固視点を画面中央から 5.8° 右に、テスト刺激を固視点から 2.9° 左に提示する条件(spatiotopic(different)条

件)で実験を行った。Unmatched 条件には 3 つの条件があった。1 つ目の条件 (unmatched(same/left)条件)では、固視点を画面中央から 5.8° 左に、テスト刺激を固視点から 4.3° 右に提示した。2 つ目の条件 (unmatched(same/right)条件)では、固視点を画面中央から 2.9° 右に、テスト刺激を固視点から 4.3° 右に提示した。これら 2 つの条件では、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示した。3 つ目の条件 (unmatched(different)条件)では、固視点を画面中央から 2.9° 右に、テスト刺激を固視点から 2.9° 左に提示した。この条件では、順応刺激とテスト刺激を異なる半側視野に提示した。すべての座標条件において、順応期が終わると同時に固視点を新しい位置に提示し、その 1500 ms 後にテスト刺激を提示した。

残効の持続時間を検討するために、full 条件のテストを順応の 24 時間後にも実施した。

3.1.2. 結果

順応前では、テスト刺激の運動方向の知覚は、周辺に提示した枠に影響されなかった。しかし、順応後には、枠が運動方向の知覚に影響するようになった (Figure 7)。順応期に右方向へ動く順応刺激とともに提示されていた枠を提示したテスト (rightward frame 条件)では、運動方向の判断が左方向に偏った。逆に、左方向へ動く順応刺激とともに提示されていた枠が提示された時 (leftward frame 条件)、運動方向の判断は右方向に偏った。

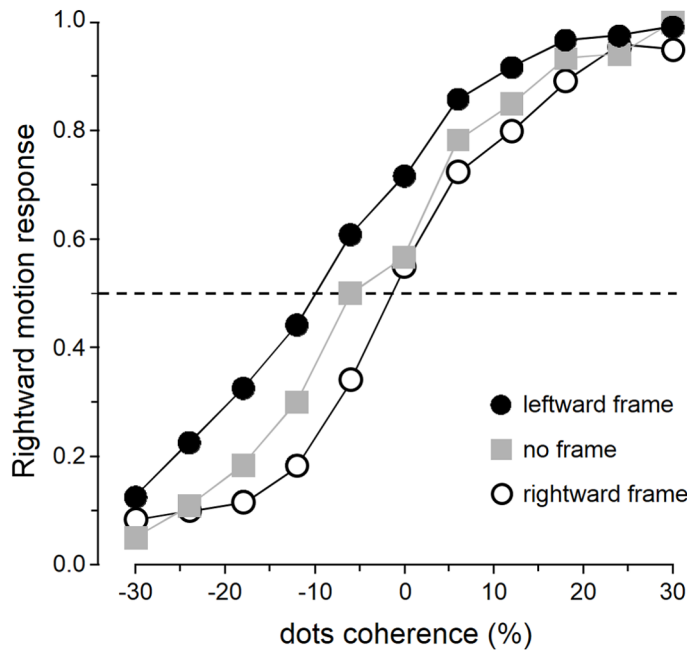


Figure 7. 順応後の full 条件の運動方向の判断。全実験参加者の右方向の判断の割合の平均を、テスト刺激のコヒーレンスの関数として示す。横軸は、負の値が左方向を表し、正の値が右方向を表す。

各実験参加者の実験結果に対して、最尤法で正規累積分布関数を当てはめ、主観的静止点 (point of subjective stationarity: PSS) を推定した。順応の効果を評価するために、左方向と右方向それぞれの枠条件における PSS から枠なし条件における PSS を引いて、PSS シフトを求めた。その結果、full 条件と retinotopic 条件において運動残効が枠の形に随伴して生じたことが明らかになった (Figure 8)。また、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時と異なる半側視野に提示された時の両方の spatiotopic 条件でも、この効果が観察された。さらに、unmatched 条件においても、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時は同様の効果が観察された。しかし、順応刺激とテスト刺激が異なる半側視野に提示された時は効果は見られなかった。随伴性残効の強さを、順応後の各枠条件の PSS シフトから、順応前の各枠条件の PSS シフトをそれぞれ差し引き、左方向の枠条件の PSS シフトの符号を反転した後、2 つの枠条件の値を平均して求めた。順応前は、随伴性残効の強さは 0 より有意に大きくなかった ($t_{11} = -0.52$, $p = 0.69$)。順応後では、有意な残効が full 条件 ($t_{11} = 5.74$, $p < 0.05$; 座標条件の t 検定では Holm-Bonferroni 法で有意水準を修正した) と retinotopic 条件 ($t_{11} = 4.87$, $p < 0.05$) で観察された。Spatiotopic 条件では、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時

(spatiotopic(same)条件: $t_{11} = 3.53, p < 0.05$) だけでなく、異なる半側視野に提示された時 (spatiotopic(different)条件: $t_{11} = 2.38, p < 0.05$) も有意な効果が観察された。さらに、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時は、unmatched 条件でも有意な効果が観察された (テスト刺激が順応刺激の左側に提示された条件 (unmatched(same/left)条件): $t_{11} = 3.64, p < 0.05$; 右側のテスト刺激の条件 (unmatched(same/right)条件): $t_{11} = 3.19, p < 0.05$)。しかし、順応刺激とテスト刺激が異なる半側視野に提示された時の unmatched 条件では、この効果は有意でなかった (unmatched(different)条件: $t_{11} = -0.55, p = 0.70$)。

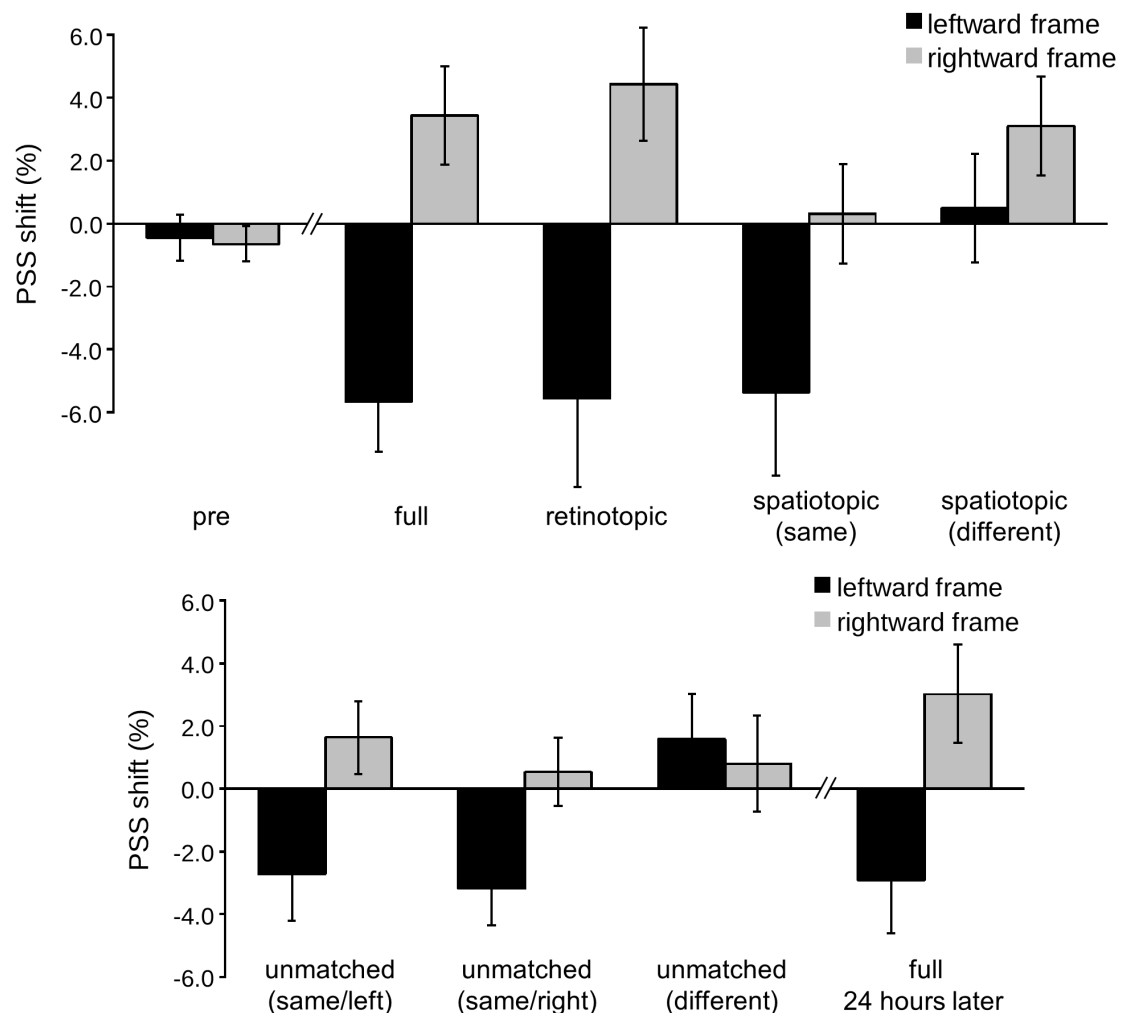


Figure 8. 順応前と順応後の PSS シフト。PSS シフトは、左方向と右方向それぞれの枠条件の PSS から、枠なしの条件の PSS を引いて求めた。正の値は PSS が右方向の運動にシフトしていることを表す。エラーバーは標準誤差を表す。

順応の 24 時間後に行った full 条件のテストにおける PSS シフトも同様に求めた結果、順応の 24 時間後でも、有意な残効が観察された ($t_{11} = 3.50, p < 0.01$) (Figure 8)。

3.2. 実験 3

実験 2 では、運動刺激が提示される領域を正方形の形にするため、運動刺激の周辺に提示した正方形の枠の内径 (4.3°) が、運動刺激が提示される円の窓の直径 (4.6°) より小さかった。そのため、正方形の枠はこの運動領域の輪郭と重なっていたが、円の枠には運動領域との重なりはなかった。このような 2 つの枠の運動刺激の境界の違いは、残効に影響を与える可能性があり、実験 2 で観察された随伴性残効 (rightward frame 条件と leftward frame 条件における残効の違い) にも影響を与えた可能性がある。そこで実験 3 では、グローバルモーション刺激の運動領域を小さくし、枠と重ならないようにして、実験 2 と同様の実験を行った。

3.2.1. 方法

実験 3 の方法は、いくつかの刺激条件を除いて、実験 2 と同様であった。

実験参加者

10 名 (20-26 歳) が実験に参加した。全員が正常な視力を有していた (矯正視力を含む)。

刺激

観察距離を 65 cm に設定した。白いドット (輝度: 118.6 cd/m^2) を、円の窓 (直径: 4.4°) の内側に運動速度 $7.9^\circ/\text{s}$ で動かした。正方形の枠と運動領域が重ならないように、正方形の枠の内径は 4.6° で、外径は 5.3° 、円の枠の内径は 5.3° で、外径は 6.0° に設定した。

手続き

Retinotopic 条件では、固視点を画面中央の 4.0° 左に、テスト刺激を固視点の 3.1° 右に提示した (Figure 9)。1 つ目の spatiotopic 条件では、固視点を画面中央の 2.0° 左に、テスト刺激を固視点の 5.1° 右に提示した。2 つ目の spatiotopic 条件では、固視点を画面中央の 6.2° 右に、テスト刺激を固視点の 3.1° 左に提示した。1 つ目の unmatched 条件では、固視点を画面中央の 7.0° 左に、テスト刺激を固視点の 5.1° 右に提示した。2 つ目の unmatched 条件では、固視点を画面中央の 3.1° 右に、テスト刺激を固視点の 5.1° 右に提示した。3 つ目の unmatched 条件では、固視点を画面中央の 3.1° 右に、テスト刺激を固視点の 3.1° 左に提示した。

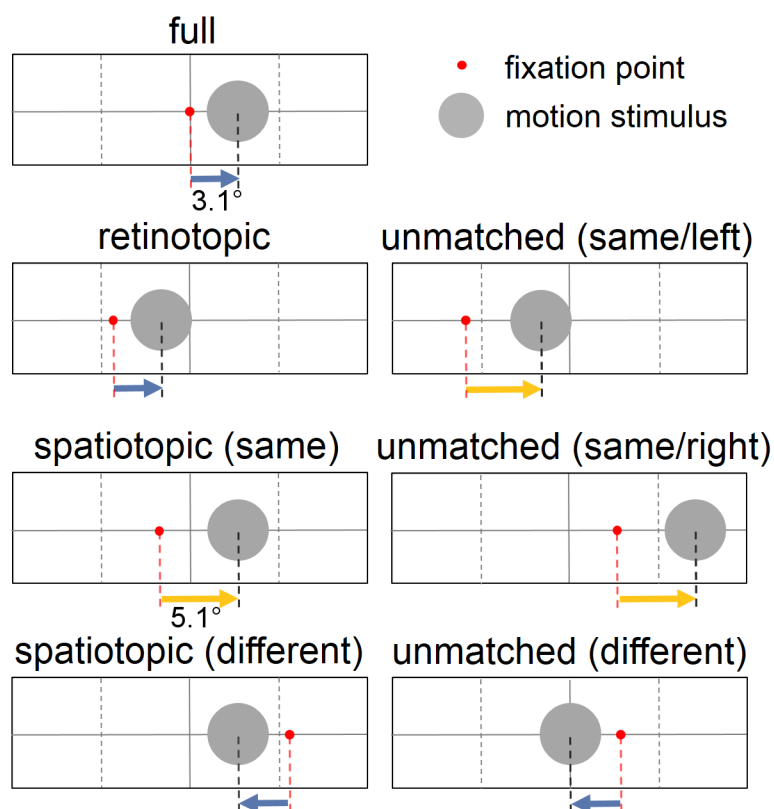


Figure 9. 座標条件。実験 3 では実験 2 と同様、full 条件、retinotopic 条件、2 つの spatiotopic 条件、3 つの unmatched 条件の全 7 条件でテストを実施した。

3.2.2. 結果

実験 2 と良く似た結果が得られた (Figure 10)。順応前は、随伴性残効の強さは 0 より有意に大きくなかったが ($t_9 = -0.14$, $p = 0.55$)、順応の後では、有意な残効が full 条件 ($t_9 = 5.29$, $p < 0.05$; 座標条件の t 検定では Holm-Bonferroni 法で有意水準を修正した) と retinotopic 条件 ($t_9 = 9.30$, $p < 0.05$) で観察された。Spatiotopic 条件では、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時 (spatiotopic(same): $t_9 = 3.67$, $p < 0.05$) と、異なる半視野に提示された時 (spatiotopic(different): $t_9 = 3.01$, $p < 0.05$) の両方で有意な効果が観察された。Unmatched 条件では、順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野に提示された時に有意な効果が観察された (テスト刺激が順応刺激の左側に提示された条件 (unmatched(same/left)条件): $t_9 = 5.57$, $p < 0.05$; 右側のテスト刺激の条件 (unmatched(same/right)条件): $t_9 = 4.06$, $p < 0.05$)。しかし、順応刺激とテスト刺激が異なる半側視野に提示された時では、この効果は有意でなかった (unmatched(different): $t_9 = -0.34$, $p = 0.63$)。順応の 24 時間後に行った full 条件のテストでも、残効の強さは有意であった ($t_9 = 4.07$, $p < 0.01$)。

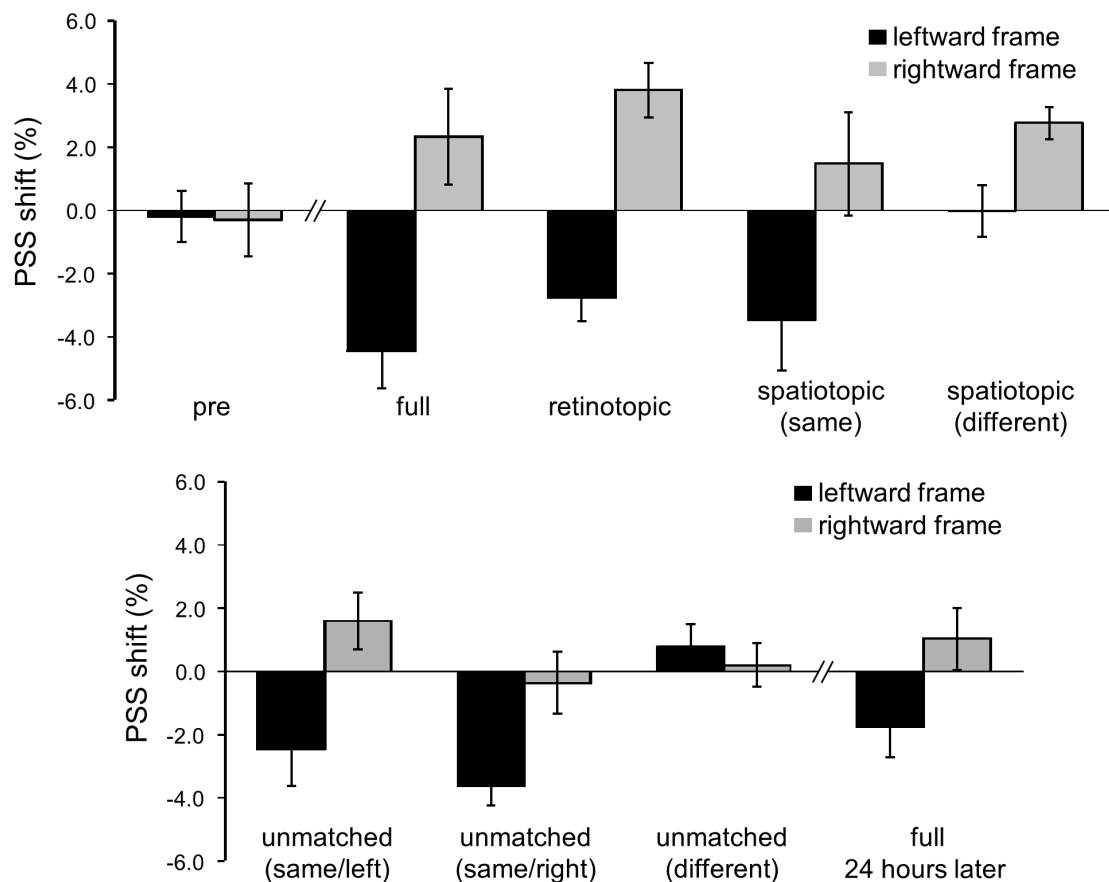


Figure 10. 実験3のPSSシフト。正の値はPSSが右方向の運動にシフトしていることを表す。エラーバーは標準誤差を表す。

3.3. 考察

実験2の結果、運動残効が周辺に提示した枠の形に随伴することが明らかになった。右方向と左方向に動く運動刺激を円、もしくは正方形の枠で囲んだ状態で提示して順応を行った後に、右方向に動く順応刺激とともに提示されていた枠を提示すると、テスト刺激の運動方向の判断が左方向に偏った。逆に、左方向に動く順応刺激とともに提示されていた枠を提示した時は、運動方向の判断が右方向に偏った。この効果は、順応刺激とテスト刺激を網膜座標で同じ位置に提示した時と、空間座標で同じ位置に提示した時の両方において観察された。さらに、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示していれば、たとえ2つの刺激を網膜座標においても、空間座標にお

いても異なる位置に提示していたとしても、この効果が観察された。

これまで報告されてきた随伴性運動残効では、組み合わせる2つの視覚特徴が両方とも1つの刺激に属していた。例えば、色随伴性運動残効では、螺旋状の運動刺激による運動残効が、同じ運動刺激の色に随伴して生じる(Fevreau et al., 1972)。実験2の結果、運動残効が運動刺激の周辺に提示した枠に随伴して生じた。この結果は、運動残効が、同じ刺激内の視覚特徴からだけでなく、周辺の情報からも影響を受けることを示している。

随伴性残効は、効果が長時間持続することが良く知られている。今回の周辺情報随伴性運動残効でも、順応の24時間後まで効果が持続することを確認した。しかし、この周辺情報随伴性の効果は、単に周辺の枠の情報を利用した反応バイアスによって生じたものである可能性がある。すなわち、運動方向の弁別が困難な時にだけ、枠の情報がその判断に利用されただけである可能性がある。しかし、心理測定関数の傾き $((75\%閾値 - 25\%閾値) / 2)$ を比較した結果、どの条件の間にも傾きに差はなかった。分散分析によって、full条件の順応前、順応の直後、順応の24時間後のテストにおける心理測定関数の傾きを比較した結果、有意な主効果(実験2: 順応からの時間: $F(2,22) = 0.41, p = 0.67$; 周辺の枠: $F(2,22) = 0.70, p = 0.51$; 実験3: 順応からの時間: $F(2,18) = 0.33, p = 0.72$; 周辺の枠: $F(2,18) = 0.11, p = 0.89$)と交互作用(実験2: $F(4,44) = 0.88, p = 0.48$; 実験3: $F(4,36) = 1.85, p = 0.14$)は観察されなかった。同様に座標条件間で比較した結果、有意な主効果(実験2: 座標: $F(6,66) = 1.40, p = 0.23$; 周辺の枠: $F(2,22) = 0.89, p = 0.43$; 実験3: 座標: $F(6,54) = 0.91, p = 0.50$; 周辺の枠: $F(2,18) = 1.00, p = 0.39$)と交互作用(実験2: $F(12,132) = 0.47, p = 0.93$; 実験3: $F(12,108) = 0.52, p = 0.90$)は観察されなかった。この結果は、枠なし条件と2つの枠条件の間の主観的等価点のずれが、反応バイアスではなく知覚的な見えの変化によるものであることを示している。

実験2では、正方形の枠が運動刺激が提示される領域と重なっていた。一方、円の枠では運動領域との重なりはなかった。このような運動刺激の境界の違いが、随伴性残効に影響を与えた可能性がある。そこで実験3では、運動領域と枠が重ならないようにして、実験2と同様の実験を行った。そして、実験2と良く似た結果を得た。したがって、本研究で観察された随伴性残効が、運動刺激の境界の違いとは無関係であ

ることが確認された。

随伴性残効は、両眼間転移が生じず(Murch, 1974)、また網膜座標でしか生じないことが示されている(Stromeyer, 1972)。それに対して、実験 2, 3 で観察された周辺情報随伴性運動残効は非網膜座標でも生じた。順応刺激とテスト刺激を同じ網膜の位置に提示した時だけでなく、網膜上では異なるが空間上では同じ位置に提示した時でもこの効果が観察された。さらに、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示していれば、たとえ 2 つの刺激を網膜上と空間上のどちらにおいても異なる位置に提示しても、この効果は観察された。以上の結果は、座標とは無関係に、順応刺激とテスト刺激の網膜上の位置が一致していなくても、周辺情報随伴性運動残効は生じることを示している。

順応刺激とテスト刺激が空間的に離れていても生じる運動残効が報告されている(Price, Greenwood, & Ibbotson, 2004; Snowden & Milne, 1997)。これらリモート運動残効あるいはファントム運動残効と呼ばれる運動残効は、回転運動や放射状運動といった複雑な動きで生じるため、神経細胞の受容野が大きい高次の脳領域で処理されていると考えられている。これらの運動残効と同様に、周辺情報随伴性運動残効は、神経細胞が大きい受容野を持つ高次の視覚運動経路で処理されている可能性がある。

拡大する放射状運動によって生じる運動残効は、固視点を超えて転移することが報告されている(Meng, Mazzoni, & Qian, 2006)。すなわち、一方の半側視野で順応した後、反対側の半側視野に提示したテスト刺激においても運動残効が生じる。MSTd(Dorsal medial superior temporal area)の受容野は固視点をまたぐ両側の視野をカバーするため、このような高次の領野で、この運動残効は処理されと考えられている。周辺情報随伴性運動残効は、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野内で空間座標において同じ位置に提示した時だけでなく、異なる半側視野で空間座標において同じ位置に提示した時にも観察された。この結果は、この効果が、両側の視野をカバーする程の大きい受容野を持つ高次領域で処理されることを示唆している。

上述の通り、周辺情報随伴性運動残効は、順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示していれば、2 つの刺激を網膜座標、空間座標のどちらにおいても異なる位置に提示しても観察された。ここから、周辺情報随伴性運動残効は座標とは無関係に、順

応刺激とテスト刺激の網膜上の位置が一致していなくても生じることが示される。しかし、順応刺激とテスト刺激を異なる半側視野に提示した場合、2つの刺激を空間座標において同じ位置に提示した時は残効が観察されたが、網膜座標においても空間座標においても異なる位置に提示した時は観察されなかった。この結果は、周辺情報随伴性運動残効が、座標とは完全に無関係ではなく、空間座標の処理が一部関与していることを示唆している。

一部の座標条件において、左方向と右方向の運動の残効の強さが非対称的であった。実験2で順応刺激とテスト刺激が同じ半側視野内で、空間座標において同じ位置に提示された時と、実験3で2つの刺激が同じ半側視野内で、網膜座標と空間座標の両方において異なる位置に提示された時は、右方向に動く順応刺激より、左方向に動く順応刺激による残効の方が強かった。また、実験2と実験3で、順応刺激とテスト刺激が異なる視野で、空間座標において同じ位置に提示された時は、その反対の偏りが観察された。運動の感度と運動残効の強さは、運動の方向によって異なることが示されている。放射状運動においては、収縮運動の方が拡大運動より感度が高い (Edwards & Badcock, 1993; Raymond, 1994)。また、運動残効の持続時間は、収縮運動の方が拡大運動より長い (Pavan, Marotti, & Mather, 2013)。今回の実験では、固視点へ向かう運動に順応した時、運動残効が強くなっていた。この結果は、収縮運動において感度、運動残効の強さが大きいという報告と一致している。

第4章：分化瞬目条件付けを用いた方位残効の座標の検討

第4章では、方位残効がどの座標で生じるのかを、パブロフ型分化条件付けを用いて検討する。また、残効が条件付けにおける刺激汎化によるものではないことを確かめるために、方位刺激に対する瞬目条件付けの汎化について検討する。

4.1. 実験4

4.1.1. 方法

実験参加者

8名(21-25歳)が実験に参加した。全員が正常な視力を有していた(矯正視力を含む)。

刺激

視覚刺激は、24インチCRTディスプレイ(空間解像度:800×600ピクセル, リフレッシュレート:60Hz)に観察距離1mで提示した。順応刺激とテスト刺激として、ガボールパッチを用いた。ガボールパッチの空間周波数は4 c/deg、輝度コントラストは100%、ガウス窓の標準偏差は0.6°、直径は4.0°であった。背景の輝度は、24.74 cd/m²であった。

手続き

赤色の固視点(輝度:27.95 cd/m²、直径:0.3°)を画面中央に提示し、参加者には固視点を見続けるように教示した。順応刺激として、垂直方向から時計回り、もしくは反時計回りに15°傾いたガボールパッチを固視点から2.3°右に3000 ms提示した(Figure 11A, Figure 11B)。刺激間間隔(Inter-stimulus interval: ISI)の後、テスト刺激を持続時間50 msで提示した。方位残効の減衰過程を検討するために、ISIは500, 750, 1000, 1250, 2000,もしくは3000 msにして実験を行った。

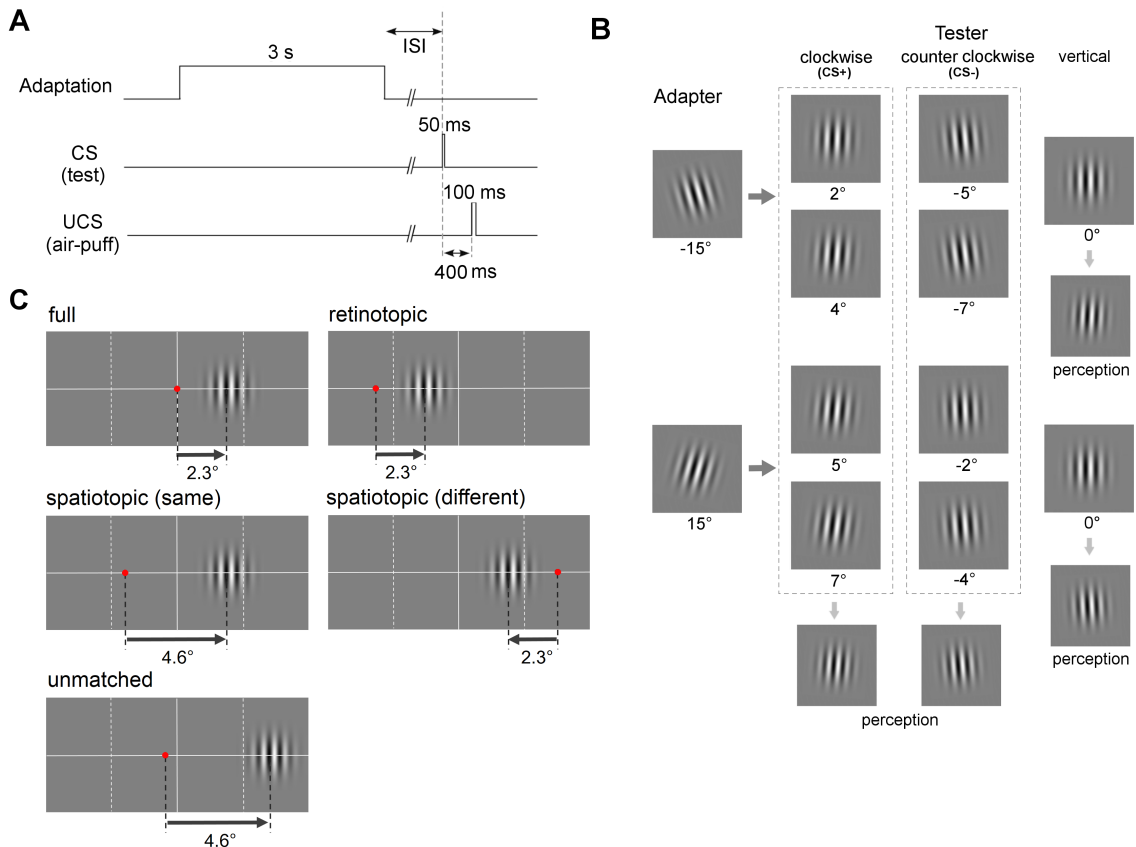


Figure 11. (A) CS、UCS、順応刺激の時間的關係。順応刺激は 3000 ms 提示した。ISI の後、テスト刺激(CS)を 50 ms 提示した。CS の提示開始から 400 ms 後に、UCS を 100 ms 提示した。(B) 順応刺激として、垂直の方向から時計回りと反時計回りにそれぞれ 15°傾いたガボールパッチを用いた。テスト刺激(CS)は、時計回りと反時計回りにそれぞれ 2°、4°、5°、7°傾いたガボールパッチを用いた。CS+試行、CS-試行、垂直のテスト試行の 3 種類の試行が行われた。CS+試行では、反時計回りに傾いた順応刺激の後に時計回りに 2°もしくは 4°傾いたテスト刺激を提示し、また時計回りに傾いた順応刺激の後に時計回りに 5°もしくは 7°傾いたテスト刺激を提示した。4 種類すべての CS+試行において、テスト刺激は時計回りに傾いて見えるようになっていた。CS-試行では、時計回りと反時計回りが逆であることを除いて、CS+試行と同じ 4 種類の試行を用いた。垂直のテスト試行では、時計回りおよび反時計回りの順応刺激の後に、垂直のテスト刺激を提示した。(C) 座標条件。Full 条件、retinotopic 条件、2 つの spatiotopic 条件、unmatched 条件の全 5 条件で実験を行った。

分化条件付けを用いて 方位残効の強さを測定した。時計回り、もしくは反時計回りに傾いたテスト刺激を条件刺激 (Conditioned stimuli: CSs) として用いた。一方の条件刺激 (CS+) は常に無条件刺激 (Unconditioned stimulus: UCS) を伴い、他

方(CS-)は単独で提示した。半数の実験参加者は、CS+を時計回りに傾いたテスト刺激、CS-を反時計回りに傾いたテスト刺激にした。残りの半数の参加者は、CS+とCS-を逆にした。UCSとして空気(5psi)を角膜に100 ms 吹きつけた。空気(エアパフ)は、プラスチックのチューブを通し、左目の左側に置いた直径1 mm のノズルから水平約45°の角度で左目の角膜へ噴射した。ノズルの先端と角膜の間の距離は、約3 cmにした。CS+の試行では、UCSはCSを提示してから400 ms後に提示した(Figure 11A)。

表面電極(4 mm、銀-塩化銀電極)を両眼の下之眼輪筋上に装着して、瞬目を測定した。不関電極は前額に、接地電極は右の耳たぶに装着した。筋電図はサンプリング周波数1 kHzで記録した。CSの開始100 ms後からUCSの開始までの間に生じた瞬きの内、振幅が同じセッションのUCSへの瞬目反応の平均振幅の10%以上であったものを、条件反応(Conditioned response: CR)として記録した。

CS+試行とCS-試行はそれぞれ異なる4種類の試行で構成されていた(Figure 11B)。半数の参加者において、CS+試行では、反時計回りに傾いた順応刺激の後に時計回りに2°もしくは4°傾いたテスト刺激を提示し、また時計回りに傾いた順応刺激の後に時計回りに5°もしくは7°傾いたテスト刺激を提示した。4種類すべてのCS+試行において、テスト刺激は時計回りに傾いて見えた。CS-試行では、時計回りと反時計回りを逆にした。4種類すべてのCS-試行において、テスト刺激は反時計回りに傾いて見えた。残りの半数の参加者は、CS+とCS-を逆にした。順応刺激を2種類用いたのは、特定の順応刺激からテスト刺激が予測されないようにするためであった。またCS+、CS-においてそれぞれ4種類のテスト刺激を用いたのは、時計回り(もしくは反時計回り)の複数の角度の傾きに条件付けを生じさせることにより、特定の角度に対してだけでなく、時計回りの方位全般に条件付けを汎化させるためであった。これにより、CS+の角度以外の時計回りの角度にも、条件反応が生じるようになると考えられる。

これら4つのCS+と4つのCS-に加えて、垂直のテスト刺激を時計回り、反時計回りの順応刺激それぞれの後に提示した。垂直のテスト刺激はUCSを伴わなかった。学習が進みCS+とCS-の分化条件付けが成立した後は、垂直のテスト刺激が方位

残効によって CS+と同じ方向に傾いて見えた時に、垂直のテスト刺激に対しても CR が生じると考えられる。残効の強さの指標として、CS+と反対の方向に傾いた順応刺激の後に提示した垂直のテスト刺激に対する CR の割合から、CS-と反対の方向に傾いた順応刺激の後に提示した垂直のテスト刺激に対する CR の割合を引いた値（垂直のテスト刺激の differential CRs）を測定した。

実験は全 250 試行を 5 ブロックに分割して行った。各ブロックは CS+試行が 20 回、CS-試行が 20 回、垂直刺激の試行が 10 回で構成されていた。これらの試行はランダムに提示した。ただし、同じ種類の試行が 3 回以上連続しないようにした。

方位残効の座標を検討するために、5 つの座標条件で実験を行った (Figure 11C)。Full 条件では、順応刺激とテスト刺激が網膜上においても空間上においても同じ位置になるように、どちらの刺激も固視点から 2.3° 右に提示した。Retinotopic 条件では、順応刺激とテスト刺激を、網膜上では同じであるが画面上では異なる位置となるように、テスト刺激を提示する時には固視点とテスト刺激を画面中央から 5.2° 左に平行移動させた。Spatiotopic 条件には、順応刺激とテスト刺激を、網膜上では異なるが画面上では同じ位置となるように、テスト刺激を提示する時に固視点だけを画面中央から 2.3° 左に移動させる条件と、固視点を画面中央から 4.6° 右に移動させる条件の 2 条件を設けた。1 つ目の条件 (spatiotopic(same) 条件) では順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示した。2 つ目の条件 (spatiotopic(different) 条件) では 2 つの刺激を異なる半側視野に提示した。Unmatched 条件では、順応刺激とテスト刺激を、網膜上においても画面上においても異なる位置になるように提示した。固視点を画面中央から 0.6° 左に、テスト刺激を固視点から 4.6° 右に提示した。すべての座標条件において、順応刺激は画面中央の固視点から 2.3° 右に提示した。順応刺激が消えると同時に固視点を新しい位置に提示し、ISI の後、テスト刺激を提示した。固視点が新しい位置に提示された時、参加者にできるだけ早くこれを固視させた。

4.1.2. 結果

Full 条件では、訓練が進むにしたがって、実験参加者は順応刺激が CS+と反对方

向に傾いていた時、垂直のテスト刺激に対して CR を生じさせるようになった。しかし、順応刺激が CS-と反対方向に傾いていた時は、垂直のテスト刺激への CR は増えなかった (Figure 12A)。垂直のガボールパッチが方位残効によって CS+と同じ方向へ傾いて見えた時に、その垂直の刺激に対して CR が生じたと考えられる。

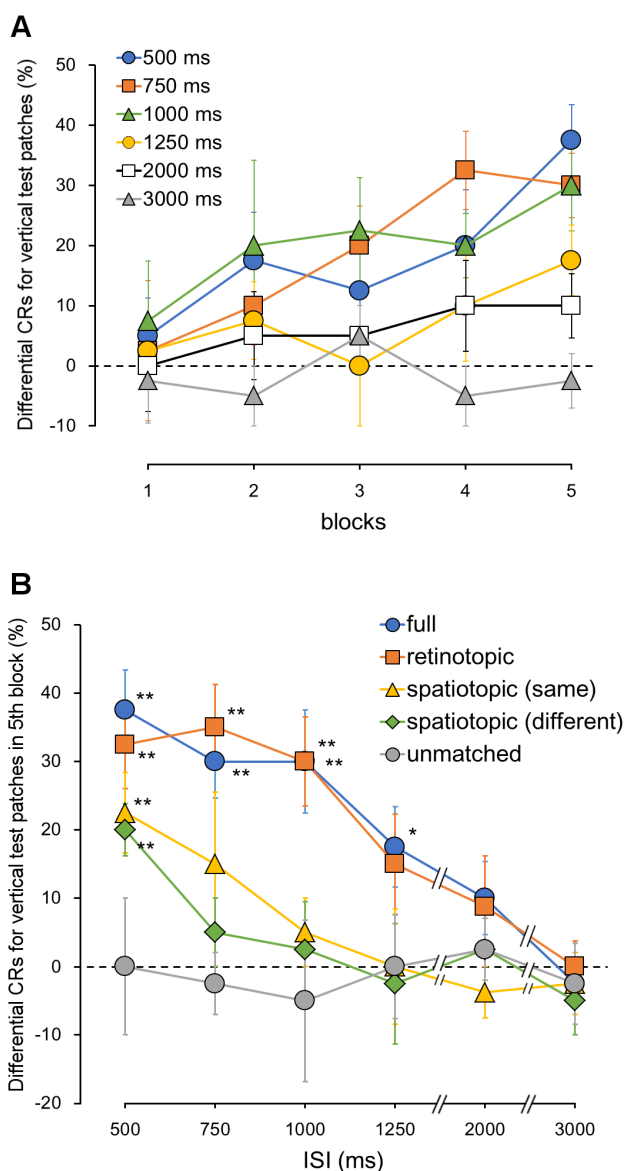


Figure 12. (A) Full 条件の各ブロックの垂直のテスト刺激の differential CRs。6 つの ISI 条件の結果を示す。垂直のテスト刺激の differential CRs は、CS+と反対の方向に傾いた順応刺激の後に提示した垂直のテスト刺激に対する CR の割合から、CS-と反対の方向に傾いた順応刺激の後に提示した垂直のテスト刺激に対する CR の割合を引いて求め、これを方位残効の強さの指標とした。エラーバーは標準誤差を示す。(B) 5 ブロック目の垂直のテスト刺激の differential CRs。5 つの座標条件と 6 つの ISI 条件の結果を示す。エラーバーは標準誤差を示す。アスタリスク 1 つは $p < 0.05$ で有意であることを、アスタリスク 2 つは $p < 0.01$ で有意であることを示す (0 と比較して)。

座標条件ごとの方位残効の強さを検討するために、各座標条件の 5 ブロック目の残効の強さを比較した (Figure 12B)。Full 条件と retinotopic 条件で方位残効が観察された。また、spatiotopic 条件でも残効が観察されたが、unmatched 条件では全く観察されなかった。Full 条件では、残効の強さは ISI が 500 ms ($t_7 = 6.35$, p

> 0.01)、750 ms ($t_7 = 5.61, p < 0.01$)、1000 ms ($t_7 = 3.97, p < 0.01$)、1250 ms ($t_7 = 2.97, p < 0.05$)の時に0より値が大きかった(各 ISI 条件の t 検定では、Benjamini & Hochberg の方法を用いて false discovery rate を調整し有意水準を定めた)。Retinotopic 条件では、残効の強さは ISI が 500 ms ($t_7 = 5.02, p < 0.01$)、750 ms ($t_7 = 5.58, p < 0.01$)、1000 ms ($t_7 = 4.58, p < 0.01$)の時に0より大きかった。Spatiotopic (same と different) 条件では、残効の強さは ISI が 500 ms ($t_7 = 3.81, p < 0.01$; $t_7 = 5.29, p < 0.01$)の時に0より大きかった。

Full 条件と retinotopic 条件では、残効が比較的長い時間持続した (Figure 12B)。残効の強さは、ISI が 1250 ms の時から減少し始めた (500 ms と 1250 ms の t 検定; $t_7 = 2.00, p < 0.01$; $t_7 = 2.05, p < 0.01$)。一方、spatiotopic 条件では、残効はより速く減衰した。Spatiotopic (same) 条件では、残効の強さは ISI が 1000 ms の時から減少し始めた (500 ms と 1000 ms の t 検定; $t_7 = 1.99, p < 0.01$)。Spatiotopic (different) 条件では、残効の強さは ISI が 750 ms の時から減少し始めた (500 ms と 750 ms の t 検定; $t_7 = 2.39, p < 0.01$)。

4.2. 実験 5

実験 4 において垂直なガボールパッチへ CR が生じたのは、刺激汎化によって、CS+への CR が垂直の刺激にも拡がったからである可能性がある。この可能性を検証するために、特定の傾きのガボールパッチへの条件付け瞬目反応が、どの程度他の傾きのガボールパッチへ汎化するかを調べた。また、実験 4 では、座標条件によって、順応後からテスト刺激提示までに行う眼球運動が方向、距離の観点で異なっていた。この眼球運動の違いが、瞬目条件付けに影響を与えた可能性がある。この可能性を検証するために、異なる眼球運動を行わせる 3 つの条件で実験を行い、眼球運動の違いが条件付けとその汎化に与える影響を検討した。

4.2.1. 方法

実験参加者

8 名 (21-26 歳) が実験に参加した。全員が正常な視力を有していた (矯正視力を含む)。

刺激

実験 4 と同じ刺激を、灰色の背景 (26.12 cd/m_2) の画面上に提示した。

手続き

赤色の固視点 (輝度: 31.04 cd/m^2 、直径: 0.3°) を画面中央に 1500 ms 提示し、その後固視点が移動した (Figure 13A)。固視点を新しい位置に提示した 500 ms 後に、ガボールパッチを 50 ms 提示した。

時計回りに 2° と 4° 傾いたガボールパッチと、反時計回りに 2° と 4° 傾いたガボールパッチを CS として用いた。片方の傾きの CS (時計回りもしくは反時計回り、CS+) の提示後には UCS を提示した。もう片方の傾きの CS (CS-) は単独で提示した。一つの訓練ブロックは 20 の CS+ 試行と 20 の CS- 試行で構成され、それを 3 回繰り返した。訓練後、条件付けの汎化を検討するためにテストを実施した。テストブロックは、CS+ と反対の方向に 1° 傾いたガボールパッチと、CS+ と同じ方向に 1° 、 4° 、 16° 、 64° 傾いたガボールパッチを含んだ。テスト刺激は UCS を伴わなかった。各テスト刺激は 5 回提示した。条件付けを維持するために、テストブロックには 20 の CS+ 試行と 20 の CS- 試行も含めた。

それぞれの座標条件における眼球運動の違いが、条件付けとその汎化に影響するかどうかを検討するために、実験は retinotopic、spatiotopic (same)、spatiotopic (different) 条件でそれぞれ行った (Figure 13B)。各座標条件では、CS を提示する前に、実験参加者に異なる眼球運動を行わせた。実験 4 と異なり、順応刺激は提示しなかった。各条件の固視点と CS の提示位置は、実験 4 と同じであった。

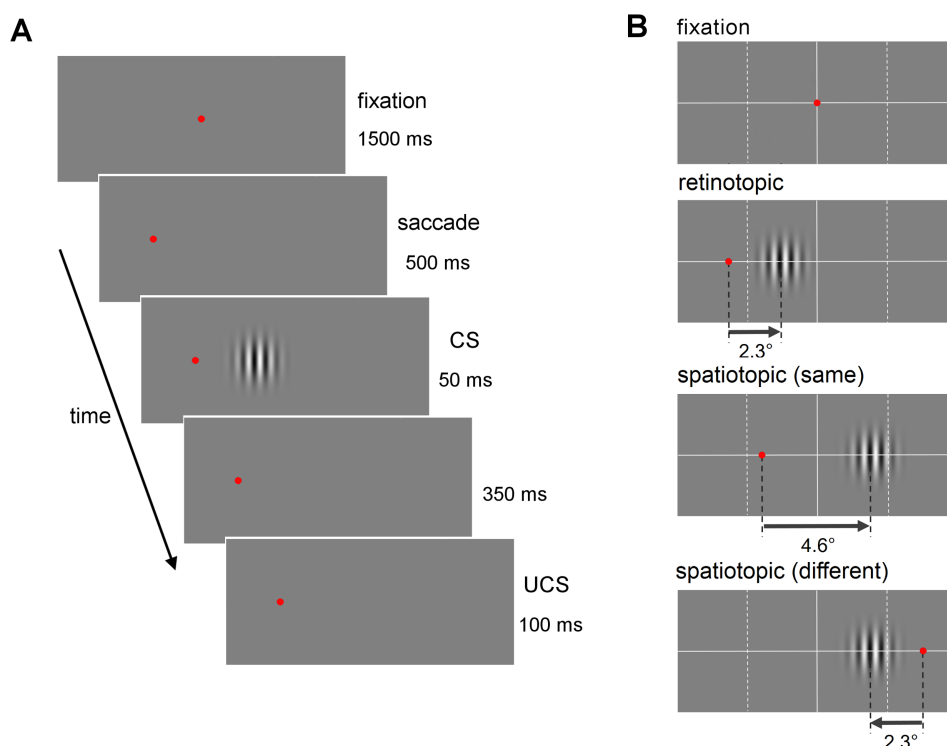


Figure 13. (A) 実験手続き。画面中央に固視点を 1500 ms 提示した後、固視点が移動した。500 ms 後、ガボールパッチ(CS)を 50 ms 提示した。CS+の試行では、350 ms 後に UCS を 100 ms 提示した。(B) 各座標条件の固視点と刺激の位置。Retinotopic 条件と 2 つの spatiotopic 条件で実験を行った。

4.2.2. 結果

CR の差分を、CS+への CR の割合から CS-への CR の割合 (2°と 4°それぞれの CS-への CR の割合の平均) を引くことによって求めた。2°の CS+と、4°の CS+の CR における差分は両方とも訓練が進むにしたがって増加した。テストブロックにおける 2°の CS+と、4°の CS+の CR における差分は両方とも、3 つの座標条件すべてで、0 より大きかった (retinotopic: $t_7 = 7.42$, $p < 0.01$, $t_7 = 8.38$, $p < 0.01$; spatiotopic (same): $t_7 = 12.83$, $p < 0.01$, $t_7 = 7.73$, $p < 0.01$; spatiotopic (different): $t_7 = 3.94$, $p < 0.01$, $t_7 = 5.19$, $p < 0.01$)。したがって、訓練を行うことによって分化条件付けが成立したことが示された。

テスト刺激の CR の差分は、それぞれのテスト刺激への CR の割合から、CS-への CR の割合を引いて求めた (Figure 14)。CS+と同じ方向へ 4°傾いた刺激、すなわ

ち CS+と同じ刺激では、CR の差分が大きかった。3 つの座標条件すべてで、CS+と同じ方向へ 16°傾いた刺激に対して、条件付けの汎化が観察された。しかし、3 つの座標条件すべてで、CS+と同じ方向へ 1°傾いた刺激と 64°傾いた刺激と、CS+と反対の方向へ 1°傾いた刺激へは、汎化は観察されなかった。CS+と同じ方向へ 4°傾いた刺激と 16°傾いた刺激では、CR の差分は 0 より大きかった (retinotopic: $t_7 = 9.55$, $p < 0.01$, $t_7 = 6.61$, $p < 0.01$; spatiotopic (same): $t_7 = 4.52$, $p < 0.01$, $t_7 = 4.42$, $p < 0.01$; spatiotopic (different): $t_7 = 5.74$, $p < 0.01$, $t_7 = 4.23$, $p < 0.01$)。CS+と同じ方向へ 1°傾いた刺激と 64°傾いた刺激と、CS+と反対の方向へ 1°傾いた刺激では、CR の差分は 0 と変わらなかった (retinotopic: $t_7 = 2.10$, n.s., $t_7 = 0.44$, n.s., $t_7 = 0.94$, n.s.; spatiotopic (same): $t_7 = 2.11$, n.s., $t_7 = 0.81$, n.s., $t_7 = -0.63$, n.s.; spatiotopic (different): $t_7 = 1.93$, n.s., $t_7 = -0.36$, n.s., $t_7 = 0.20$, n.s.)。各座標条件におけるテスト刺激の各角度の t 検定では、Benjamini & Hochberg の方法を用いて false discovery rate を調整し有意水準を定めた。

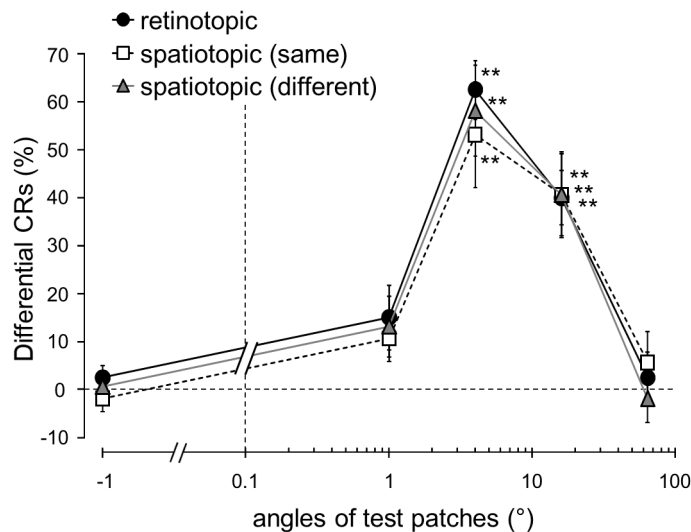


Figure 14. テスト刺激の CR の差分。テスト刺激の CR の差分は、それぞれのテスト刺激への CR の割合から、CS-への CR の割合を引いて求めた。横軸は対数目盛となっている。エラーバーは標準誤差を示す。アスタリスク 2 つは $p < 0.01$ で有意であることを示す (0 と比較して)。

4.3. 考察

実験 4 の結果、方位残効によって垂直のガボールパッチが CS+と同じ方向へ傾い

て見えた時、垂直のパッチに対して CR が生じた。方位残効は、順応刺激とテスト刺激を網膜座標で同じ位置に提示した時だけでなく、空間座標で同じ位置に提示した時にも観察された。Full 条件と retinotopic 条件の方位残効は、比較的長い時間持続したが、spatiotopic 条件の方位残効は減衰が速かった。

方位残効は、網膜座標だけでなく空間座標でも生じることが示されてきた (Melcher, 2005; 2007; Zimmermann, et al., 2013)。しかし、網膜座標だけでしか方位残効は生じないという報告もあり (Knapen, et al., 2010; Mathot & Theeuwes, 2013)、論争が続いている。空間座標における方位残効の強さは、順応刺激とテスト刺激を網膜座標、空間座標のどちらにおいても同じ位置に提示した時の方位残効のおよそ半分である (Melcher, 2005; 2007)。空間座標における方位残効を観察するのが難しいのは、そのような効果の弱さが原因である可能性がある。心理物理学的測定で行われる主観的な判断は、反応バイアスを引き起こすことがある。意図的に反応バイアスを加えたり、判断基準を変化させたりすることにより、心理測定関数を、実際に知覚に変化が生じた場合と同じ様なものへ変えることができることが示されている (Morgan, et al., 2012)。実験 4 では、パブローフ型分化条件付けを用いて方位残効の強さを測定することによって、空間座標における方位残効を観察した。パブローフ型条件付けは、条件付けとは無関係の課題に注意を向けさせ、CS と UCS の関係性に意識的に気づかなくさせても学習が成立することから、意識とは独立であることが示唆されている (Clark & Squire, 1998)。実験 4 の結果から、パブローフ型条件付けを用いた測定は客観的であり、心理物理学的測定法より感度が高い可能性が示唆される。

実験 5 の結果、2°と 4°に傾いたガボールパッチへの条件付けは、CS+と反対の方向へ 1°傾いた刺激と CS+と同じ方向へ 1°傾いた刺激へは汎化しなかった。この結果は、実験 4 で観察された順応刺激の後に提示した垂直な刺激への CR は、汎化によるものではなく、残効によるものであったことを示している。また、CS+と同じ方向へ 16°傾いた刺激へは汎化が生じたが、CS+とは反対の方向へ 1°傾いた刺激へは汎化は生じなかった。これは、CS+と同じ方向へ傾いて知覚される刺激に対しては汎化は広く生じるが、CS+とは異なる方向に知覚される刺激に対しては、たとえその刺激と CS+の角度の差がわずかであっても、汎化は生じないということを示している。また、

CS+と同じ方向へ1°傾いた刺激へは汎化が生じなかったため、この刺激はCS+と同じ方向へ傾いたと知覚されにくいと考えられる。実験5では、retinotopic、spatiotopic(same)、spatiotopic(different)の3つの座標条件において、同様の結果が得られた。したがって、サッケードの方向や距離の違いは条件付けとその汎化に影響を与えないことがわかった。

実験4の結果から、空間座標における方位残効は、網膜座標における方位残効より速く減衰することが明らかとなった。網膜座標における方位残効は、順応刺激とテスト刺激のISIが1250 msの時から減衰し始めた。一方、空間座標における方位残効は、順応刺激とテスト刺激を異なる半側視野に提示した場合はISIが750 msの時から減衰しはじめ、2つの刺激を同じ半側視野に提示した場合はISIが1000 msの時から減衰しはじめた。網膜座標で表現された場合の記憶は、空間座標で表現された場合の記憶より正確であることが示されている(Golomb & Kanwisher, 2012)。今回の実験の結果は、空間座標の表現が網膜座標の表現より失われやすいことを示唆している。

Zimmermannら(2013)によれば、空間座標における方位残効は、効果が現れるのに時間がかかり、順応刺激の提示終了後、サッケードを行う前に目標刺激を最低500 ms提示した場合でないと観察されなかった。さらに目標刺激の提示時間が750 ms、1000 msと長くなっていくと、空間座標における方位残効の強さはさらに増加した。実験4の結果は、一見この結果と矛盾している。しかし、Zimmermannらと異なり、実験4では、サッケードを行う前の目標刺激の提示時間ではなく、順応刺激の提示終了とテスト刺激の提示開始の間の時間(ISI)を操作していた。固視点は、順応刺激の提示終了と同時に新しい位置へ移動し、実験参加者は固視点の移動後、出来るだけ早くサッケードを行った。したがって、Zimmermannらの実験参加者が、視線変更前の時間に待機していた一方、実験4の参加者は視線変更後の時間に待機していた。実験4の結果は、視線変更後の時間が増加するにしたがって、空間座標における方位残効が減衰することを示唆している。そして、Zimmermannらが示した通り、空間座標の処理には、順応後からテスト刺激が提示されるまでの間に一定の時間を空ける必要があるが、その時間は視線変更後の時間ではなく、視線変更前の時

間でなければならない可能性がある。

順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示した時、2つの刺激を異なる半側視野に提示した時より、空間座標における方位残効は長く持続した。この結果は、順応刺激とテスト刺激が同じ大脳半球に入力される時より、異なる半球に入力される時の方が、方位残効は速く減衰することを示している。第3章の実験においても、周辺情報随伴性運動残効は、順応刺激とテスト刺激を網膜座標においても空間座標においても異なる位置に提示した時、2つの刺激を同じ半側視野に提示した場合は観察されたが、異なる半側視野に提示した場合は観察されなかった。これらの結果は、方位残効および運動残効では、半球間転移が弱いことを示唆する。

方位残効が空間座標において観察されたという実験4の結果は、周辺情報随伴性方位残効が網膜座標だけで観察されたという実験1の結果と一致しない。両者には単純な方位残効と、周辺情報随伴性の方位残効という違いがあるが、実験1で空間座標の残効が観察されなかったのが、周辺情報随伴性の残効であったためという可能性は低い。第3章の周辺情報随伴性運動残効の結果から示唆される通り、単純な残効より、周辺情報随伴性の残効の方が空間座標に基づく残効が観察される可能性が高いからである。実験1と実験4の結果の差異は、心理物理学的測定法と条件付けによる測定法の違いによるものであると考えられる。上述の通り、実験4の結果から、条件付けを用いた測定法は心理物理学的測定法より感度が高いことが示唆される。心理物理学的測定法を用いた実験1では観察されなかった空間座標における方位残効が、実験4では条件付けを用いたことによって観察されたと考えられる。

第5章：総合考察

第5章では、第2章と第3章の結果から、周辺情報随伴性残効のメカニズム、周辺情報随伴性残効の座標、および運動と形の情報の結合について考察を行う。そして、第4章の結果から、方位残効の脳内処理過程と分化条件付けを用いた知覚の測定に関して考察を行う。

5.1. 周辺情報随伴性残効のメカニズム

第2章と第3章の実験では、方位残効と運動残効が、周辺に提示した刺激の形状に随伴して生じた。これらの結果は、方位残効と運動残効が、同じ刺激内の視覚特徴からだけでなく、周辺の情報からも影響を受けることを示している。ある視覚刺激を知覚する時、その刺激が持つ視覚特徴からだけでなく、周辺に存在する刺激からも知覚が大きく影響を受けることが知られている (Albright & Stoner, 2002; Loomis & Nakayama, 1973; Nawrot & Sekuler, 1990)。また、視覚皮質の神経細胞の活動は、受容野の外に提示された刺激に強く影響を受けることが多くの研究によって示されている (Blakemore & Tobin, 1972; Gilbert & Wiesel, 1990; Knierim & Van Essen, 1992; Lamme, 1995; Sillito, Grieve, Jones, Cudeiro, & Davis, 1995)。例えば、V1の神経細胞は、図地分化によって受容野内の刺激が受容野外の刺激から浮かび上がって見える時、受容野内と受容野外の刺激が同じで図地分化が起こらない時と比較して、それぞれの受容野内に提示した刺激が全く同じであっても、活動が強まる (Lamme, 1995)。このような、刺激が単独で提示される時には神経細胞の活動に影響を与えないが、受容野内の刺激と同時に提示されると、細胞の活動に影響を与える受容野外の領域を非古典的受容野と呼ぶ。周辺情報随伴性残効は、非古典的受容野を持つ神経細胞が関わっていると考えられる。方位や運動刺激に選択性を持つ細胞が、受容野外に提示された枠の情報から修飾を受け、それにより、方位、運動の情報と枠の形の情報が結びついたと考えることができる。

運動残効とテクスチャ残効が周囲の色に随伴することが報告されている (Durgin,

1996; Potts & Harris, 1975; Sharpe, Harris, Fach, & Braun, 1991)。これらの色随伴性残効は、網膜で生じる色の分散の現象(Poppel, 1986)によるものであると考えられている(Durgin, 1996)。本研究では、方位残効と運動残効は、皮質で処理される形の情報に随伴した。したがって、本研究の周辺情報随伴性残効は、網膜ではなく、視覚皮質の神経細胞間の相互作用によって生み出されると考えられる。非古典的受容野に提示した刺激への応答は、古典的受容野内の刺激への応答より遅延して生じることから、高次領域からのフィードバックが関与していると考えられている(Lamme, 1995)。周辺情報随伴性残効は、方位や運動を処理する細胞が、他の領域に存在する、形状を処理する細胞から情報を受け取ることによって生じると考えられる。

随伴性残効は、2つの視覚特徴の連合(Barlow, 1990; Murch, 1976; Skowbo, 1984)と、2つの視覚特徴に選択性を持つ単一の神経細胞の順応(McCollough, 1965; Stromeyer, 1978)のどちらのメカニズムによって生じるか、現在でもはっきりと明らかになっていない。これまで観察されてきた、ペアになる2つの視覚特徴が同じ一つの刺激に属するような随伴性残効の場合、これらのメカニズムのどちらが関与しているのかを明らかにするのは困難であった。本研究で観察された周辺情報随伴性残効の場合、それぞれの視覚特徴を持つ刺激が空間的に離れているため、単一の神経細胞の順応によっては説明しにくい。したがって、周辺情報随伴性残効は、2つの視覚特徴の連合によって生じていると考えられる。

順応刺激に直接属さない情報に随伴する残効としては、音に随伴する視覚的運動の残効が報告されている(Hidaka, Teramoto, Kobayashi, & Sugita, 2011; Teramoto, Hidaka, Sugita, 2010)。仮現運動(Teramoto, et al., 2010)、もしくはグローバルモーション(Hidaka, et al., 2011)の視覚刺激と特定の周波数を持つ聴覚刺激を短時間の間、同時に提示し続けることにより、運動残効が聴覚刺激の周波数に随伴して生じることが示されている。本研究の周辺情報随伴性残効は、このような視聴覚の随伴性残効と異なるメカニズムによると考えられる。視聴覚の随伴性運動残効は、順応刺激とテスト刺激が同じ網膜位置に提示されなければ生じないことから、比較的低次の領域で処理されることが示唆されている(Hidaka, et al., 2011; Teramoto, et al., 2010)。一方、周辺情報随伴性運動残効は、非網膜座標でも生じることから、比

較的高次の領域で処理されていることが示唆される。さらに、本研究の残効が視覚経路だけで処理されるのに対して、視聴覚の随伴性残効には視覚と聴覚の統合が必要であると考えられる。したがって、これら2つの残効は脳内の異なる領域で処理されている可能性が示唆される。また、視聴覚の随伴性残効では、負の残効ではなく、正の残効が生じる。周辺情報随伴性残効は、他の多くの随伴性残効と同様に負の残効を引き起こす。この事実もこれら2つの現象のメカニズムが異なることを示唆している。

5.2. 周辺情報随伴性残効の座標

周辺情報随伴性方位残効は、順応刺激とテスト刺激を網膜上の同じ位置に提示した時にだけ観察された。一方、周辺情報随伴性運動残効は、2つの刺激を同じ網膜の位置に提示した時だけでなく、画面上の同じ位置に提示した時にも観察された。方位残効では両眼間転移が観察されるが、その効果は順応とテストを同じ眼で行った場合と比較して弱い(Virsu & Taskinen, 1975; Walker, 1978)。したがって、方位残効はV1などの低次の視覚領域で生じていると考えられる。一方、運動に関しては、異なるいくつかの処理システムが存在すると考えられている(Burr & Thompson, 2011; Nishida, 2011)。例えば、1次運動と2次運動は異なる視覚経路で処理されることが考えられており(Nishida et al., 1997)、1次運動は低次の視覚経路から処理されるが、2次運動はより高次の経路ではじめて処理されるようになることが示唆されている(Nishida et al., 1994; Nishida & Sato, 1995)。また、運動刺激のコントラストの処理は低次の領域で行われるが(Boynton et al., 1999)、グローバルモーション刺激のコヒーレンスはより高次の領域で処理されている(Burr et al., 1998)。また、高次の運動処理は空間座標で行われ、低次の運動処理は網膜座標で行われていることが示されている(Hein & Cavanagh, 2012; Turi & Burr 2012; Yoshimoto, Uchida-Ota, & Takeuchi 2014))。縞模様の一定方向への動きによる運動残効は網膜座標だけでしか効果が観察されなかったが、運動への順応によってテスト刺激の位置が反対方向へずれて知覚される位置運動残効は、空間座標でも効果が観察された(Turi & Barr, 2012)。単純な運動残効は比較的低次の段階で処理されるが、

位置運動残効はより高次の段階で処理され则认为られている (McKeefry, Lavers, & McGraw, 2006)。これらの研究が示す通り、視覚運動処理には低次から高次までの複数の段階が存在し、低次の処理には網膜座標が関与し、高次の処理には空間座標が関与すると考えられる。周辺情報随伴性運動残効は、この視覚運動経路の比較的高次の段階で処理され则认为られる。

順応刺激とテスト刺激を同じ半側視野に提示した場合、2つの刺激を網膜座標においても空間座標においても異なる位置に提示しても周辺情報随伴性運動残効が観察された。順応刺激を提示した領域とテスト刺激を提示した領域の両方を含む程の広い受容野を持つ神経細胞が、周辺情報随伴性運動残効に関与していると考えられる。広い受容野による効果と空間座標の効果は、メカニズムが全く異なっている。空間座標で対象の位置を表現している神経細胞は、眼球運動によって対象の網膜上の位置が変わっても、外界空間上で同じ位置にあればその対象に対して常に応答を示す (Galletti et al., 1993; 1995)。このような細胞は、網膜座標における位置情報に、視線の位置もしくは眼球運動の情報が加わることによって、対象の空間座標上の位置を計算していると考えられる (Galletti et al., 1993; 1995; Melcher & Morrone, 2015; Snyder et al., 1998)。一方、受容野が大きい神経細胞は、単に受容野が広く、位置のコードは網膜座標で行っていると考えられる。この2つのメカニズムによる効果は下記の方法によって区別できると考えられる。Unmatched(same)条件(順応刺激とテスト刺激を網膜、空間座標両方で異なる位置に提示し、かつ同じ視野に提示する条件)で効果が観察された場合、この効果には大きい受容野の細胞が関与するが、空間座標は関与しない。Spatiotopic (different)条件(順応刺激とテスト刺激を空間座標で同じ位置に提示し、かつ異なる視野に提示する条件)で効果が観察され、また、それと順応、テスト刺激の距離が網膜上で同じとなる unmatched(different)条件(順応刺激とテスト刺激を網膜、空間座標両方で異なる位置に提示し、かつ異なる視野に提示する条件)で効果が観察されなければ、この効果は受容野の大きさによるものではなく(固視点をまたいで両側視野をカバーするほど受容野は大きくない)、空間座標によるものであると言える。なお、本研究の周辺情報随伴性運動残効は、上記の両方の結果のパターンで効果が観察されていることから、空間座標と受容野の大きさの両方のメカニズムが関与していることが示唆される。

5.3. 運動と形の情報の結合

運動と形の情報は脳内で強く結びついている。視覚皮質には運動と方位の両方に選択性を持つ神経細胞がある (Albright, 1984; Maunsell & Van Essen, 1983)。また、運動と方位の知覚が相互作用することが最近の心理物理学的研究によって示されている。運動残効では、運動刺激と同時に運動方向に平行な方位刺激を提示するとその効果が強まるが、運動方向に垂直な方位刺激を提示すると効果が弱まる (Mather, Pavan, Bellacosa, & Casco, 2012; Pavan et al., 2013)。実験 2、3 で観察された周辺情報随伴性運動残効は、運動と物体の形状の知覚の相互作用という、新たな種類の相互作用であると言える。周辺情報随伴性運動残効は、上述した通り、運動処理の高次の段階で処理されることが示唆される。これは、運動と方位の相互作用が、局所運動が統合される MT (Mather et al., 2012) や、オブジェクフローが処理される MST (Pavan et al., 2013) など運動処理経路の高次領域で生じることを示す知見と一致している。

単純な運動残効は、一つの研究 (Ezzati et al., 2008) を除いて、網膜座標だけで生じることが報告されている (Biber, & Ilg, 2011; Knapen et al., 2009; Wenderoth & Wiese, 2008)。したがって、非網膜座標でも観察された周辺情報随伴性運動残効は、単純な運動残効と比較して、より高次の段階で処理されることが示唆される。これは、運動残効が周辺に提示した枠の形の情報と結びつくことによって、より高次の段階で処理されるようになったと考えることができる。視覚システムは脳内で階層構造を形成しており、低次領域で処理される単純な視覚特徴同士が統合され、その情報が高次領域へ送られることにより、しだいに複雑な物体の処理がなされると広く考えられている (DeYoe & Van Essen, 1988; Livingstone, & Hubel, 1988; Riesenhuber, & Poggio, 1999; Van Essen & Maunsell, 1983)。このような階層構造の仕組みは、低次領域の細胞は単純な視覚特徴に、高次領域の細胞は複雑な視覚情報に選択性を持つという神経生理学的研究によって明らかにされた事実により示されてきた。しかし、実際に、単純な視覚特徴が統合されて複雑な視覚情報がつくられ、その情報が高次領域で処理されるようになるという、統合およびそれに伴うフィードフォワード的な情報の流れの過程は、直接的には十分に示されていない。特にヒト

の行動に関しては、そのような階層的な統合処理過程を示唆する現象は十分に観察されてこなかった。本研究の周辺情報随伴性運動残効の結果は、このような視覚神経回路における階層的な統合処理の仕組みを強く支持する。周辺情報随伴性運動残効では、運動情報が形状情報と結合することによって、運動だけを処理する領域より、高次の領域で処理されるようになったと考えられる。

周辺情報随伴性方位残効の場合は、網膜座標のみで観察されたことから、方位情報が周辺に提示された形状情報と結合しても、空間座標が関与しない、もしくは受容野が小さい、比較的低次の領域で処理されることが示唆される。方位はもともと運動と比較して低次の領域で主に処理されるために、形の情報と結びついても依然として低次の視覚皮質で処理されることが考えられる。ただし、実験 4 では、より感度が高いと考えられる条件付けによる測定法を用いることによって、単純な方位残効が空間座標においても観察された。したがって、方位の処理過程に関しては、周辺情報随伴性方位残効の結果だけでなく、実験 4 の結果も考慮して結論を出す必要がある。

随伴性残効は、視覚情報の統合の処理過程について、ヒトの行動を通して検討できる数少ない現象である。本研究では、方位、運動、形状という比較的低次の視覚特徴を用いたが、物体、顔、文字などのより高次の視覚情報を用いることもできる。それによって、より広範囲の視覚処理システムにおける統合過程について検討することが可能である。

5.4. 方位残効の脳内処理過程

第 4 章の実験では、方位残効が網膜座標だけでなく、空間座標においても観察された。この結果は、方位残効が V1 などの低次の視覚皮質だけでなく、より高次の領域でも一部処理されている可能性を示唆する。V1 の神経細胞の多くが線分刺激の方位に選択性を示すことから、方位の処理は V1 で始まると考えられている (DeYoe & Van Essen, 1988; Hubel & Wiesel, 1959; 1968)。また、両眼間転移の結果から、方位残効は V1 などの低次の視覚領域で生じていることが示唆されている (Virsu & Taskinen, 1975; Walker, 1978)。しかし、方位刺激へ順応している時

の V1 の神経細胞の応答特性の変化だけでは、順応刺激と逆方向へ方位の知覚が偏るという実際の残効現象を説明できないことが指摘されている (Georgeson, 2004)。特定の方位に選択性を持つ V1 の神経細胞が、ある方位に順応した時、順応刺激の方位への応答だけが選択的に弱まり、結果として反対の方位への応答が強まる (Dragoi, Sharma, & Sur, 2000; Dragoi, Sharma, Miler, & Sur, 2003; Muller, Metha, Krauskopf, & Lennie, 1999)。一見、これは知覚的な残効の性質と同じようにみえるが、実際にはこのような順応時の V1 の応答特性からは、知覚的な残効現象とは逆の効果が予測される (Georgeson, 2004)。例えば、左の方位に選択性を持つ細胞が、左の方位の刺激へ順応すると、垂直(あるいは右の方位)への応答が相対的に強まる。ここで垂直のテスト刺激を提示すると、この細胞は強く応答するが、この細胞がコードしているのは左の方位であるため、垂直刺激が左へ傾いて知覚されるはずである。一方、MT の神経細胞の場合、ある方向の運動刺激に順応すると、V1 の細胞とは逆に、順応刺激と反対の方向への応答が弱まり、順応刺激の方向への応答が相対的に強まる (Kohn & Movshon, 2004)。このような順応時の応答特性の変化からは、実際の運動残効を正確に予測できる。これらの事実は、方位残効には V1 だけでなく、より高次の視覚皮質も関与している可能性を示唆している。V2 では半分以上の神経細胞が方位選択性を持っている (Burkhalter & Van Essen, 1986; Gegenfurtner, Kiper, & Fenstemaker, 1996)。また、V4 では単純な形に選択性を持つ細胞が多くなるが、方位に選択性を持つ細胞も少数存在している (Gallant, Braun, & Van Essen, 1993)。これらの結果も、V1 より高次の視覚皮質が方位残効に関与するという考えを支持する。

空間座標における位置に選択性を持つ神経細胞は、頭頂連合野 (Duhamel et al., 1997) や V6 (Galletti et al., 1993; 1995) で発見されているが、より低次の視覚皮質も空間座標の処理に関与することを示唆する知見がある。空間座標における位置の情報は、網膜座標における位置情報と視線の位置もしくはサッケード運動の情報をもとに計算されると考えられている (Galletti et al., 1993; 1995; Melcher & Morrone, 2015; Snyder et al., 1998)。視線の方向によって、視覚刺激への応答が変化する神経細胞が V4 で報告されている (Bremmer, 2000)。また、サッケード

を行う直前に、サッケード後に受容野が重なる位置に刺激を一瞬だけ提示した時に、その刺激へ予測的な応答を示す細胞が V3A、V3、V2 で報告されており、これらの細胞は視覚情報に加えてサッケード運動の情報を受け取っていると考えられる (Nakamura & Colby, 2002)。したがって、これらの視覚領域は、視線方向やサッケードの情報を利用して網膜座標から空間座標へ変換を行う中間段階の処理に関与している可能性がある (Melcher, 2005)。そして、方位残効は、このような空間座標への変換過程の中間段階に関与する視覚領域でも処理されているのかもしれない。この考えは、空間座標における方位残効が観察されにくいことや、観察されても網膜座標に比べて効果が弱いという結果 (Melcher, 2005; 2007) とも一致している。座標変換の中間段階の処理に関与する領域では、網膜座標と空間座標の表現が混在しており、完全な空間座標で位置を表現する細胞は多くないと考えられる。方位残効が、網膜座標のみで表現される V1 と中間段階の処理が行われるより高次の視覚領域の両方で処理されているならば、網膜座標では残効が観察されやすいが、空間座標では観察されにくく、観察されたとしても効果が弱いと考えられる。

5.5. 分化瞬目条件付けによる知覚の測定

既に述べてきた通り、方位残効が網膜座標だけでなく空間座標でも生じるかどうかということに関しては結果が一致していない (Knapen, et al., 2010; Mathot & Theeuwes, 2013; Melcher, 2005; 2007; Zimmermann, et al., 2013)。空間座標における方位残効の強さは、順応刺激とテスト刺激が網膜座標、空間座標の両方において同じ位置に提示される時のおよそ半分である (Melcher, 2005; 2007)。空間座標における方位残効を観察することが難しいのは、その効果の弱さが原因であると考えられる。心理物理学的測定は観察者の主観的判断に依存しているので、主観的バイアスに影響を受けることがある。顔の残効などの高次の残効は、特に判断バイアスに影響を受ける可能性があることを指摘されている (Storrs, 2015)。空間座標における方位残効も、主観的なバイアスに影響を受けている可能性がある。実験 4 では、分化瞬目条件付けを用いることによって、空間座標における方位残効が観察された。

これは、分化瞬目条件付けを用いた測定が、心理物理学的測定より客観的で、感度が高いからであったと考えられる。

心理物理学的測定を用いた実験 1 では、網膜座標においてのみ周辺随伴性方位残効が観察された。ここでは、心理測定関数の傾きを比較することによって、反応バイアスの影響がないことが確認された。これは、実験 1 において空間座標の周辺随伴性方位残効が観察されなかったのは、反応バイアスに影響を受けたことが原因ではないことを示す。しかし、心理測定関数の傾きに変化がないことによって、刺激の弁別の判断が困難な時に一方の判断に偏る傾向があることなどは否定できるが、すべての反応、判断バイアスの影響がないことは示すことができない。知覚的な変化がなく判断の基準だけに変化があった場合でも、実際に知覚に変化が生じた場合と同様に、心理測定関数の傾きの変化を伴わずに主観的等価点の位置がずれることが示されている (Morgan et al., 2012)。また、現在の試行に対する判断が、直前の試行の判断から、無意識的に影響を受けたりすることにより、実際の知覚と異なった判断がされる可能性も考えられる。このように、心理物理学的測定は主観的な判断に依存しているため、様々な判断バイアスをすべて避けることが困難である。

条件付けは意識と独立であることが示されてきた。瞬目条件付けでは、条件付けと無関係な課題に注意を向けさせ、CS と UCS の関係に意識的に気づかなくても分化条件付けが成立する (Clark & Squire, 1998)。恐怖条件付けは、連続フラッシュ抑制 (Tsuchiya & Koch, 2005) によって CS である視覚刺激を意識的に見えなくさせても学習が成立する (Raio et al., 2012)。さらに、植物状態や最小意識障害のように覚醒しているが意識をほぼ完全に失った患者であっても、分化瞬目条件付けが生じることや (Bekinschtein, Shalom, Forcato, Herrera, Coleman, Manes, & Sigman, 2009)、睡眠中であっても音刺激と匂い刺激の条件付けが成立すること (Arzi, Shedlesky, Ben-Shaul, Nasser, Oksenberg, Hairston, & Sobel, 2012) が報告されている。条件付けを用いた測定は、判断の処理が加わる前の感覚処理を捉えることができるかもしれない。瞬目条件付けは、小脳や脳幹などを基盤とする低次の学習メカニズムによって処理されている (Freeman & Steinmetz, 2011)。一方、ボタン押しなどの主観的な判断は、前頭葉を介して処理される。条件付けによる測定は、心理物理学的測定と比較して、判断バイアスの影響を受けにくい

と考えられる。また、判断の処理が加わっていないため、本来の知覚的な効果がより観察されやすい可能性がある。このように、条件付けを用いた測定法は、心理物理学の測定法の主観性の問題を解決した手法として、知覚の測定に有用であると考えられる。

しかし、条件付けを用いて知覚の処理を積極的に測定した研究はこれまでにないため、この測定法がどの程度有効であるかは今後検証が必要である。条件付けを用いた測定によって、知覚処理のレベルの違いをどの程度捉えることができるのかは明らかでない。心理物理学の測定法では、例えばボタン押しの応答時間の長さによって、その課題に必要な処理が比較的低次であるのか、もしくは高次であるのかということはある程度検討できる。条件付けを用いた測定においては、CSとUCSの時間間隔を変えることによって、このような知覚処理のレベルの違いについて、もしくは知覚処理のタイムコースについて検討することができるかもしれない。すなわち、CSとUCSの間隔が短くても分化条件付けが成立するならば、その処理は比較的 low order であり、間隔が長くなければ条件付けが成立しないならば、その処理は high order であると考えられる。また、瞬目条件付けにおいては、CSである視覚刺激が意識的に完全に見えなくても学習が成立するかどうかは明らかでない。もし、CSが意識から完全に抑制されていても条件付けが成立するならば、瞬目条件付けによる測定が客観的であることをより強く主張することができる。

第 6 章：結論

第 6 章では本研究の知見をまとめ、そこから得られた結論を述べる。本研究の知見のまとめを Table 1 に示す。

Table 1. 従来の知見と本研究で明らかにされた知見。

従来の知見		本研究の知見
随伴性残効		周辺情報随伴性残効
2つの視覚特徴が同じ刺激に属する	順応刺激に属さない周辺情報に残効が随伴する	随伴性残効は2つの視覚特徴の連合によって生じる
	周辺情報随伴性運動残効は高次の領域で処理される	2つの視覚情報が統合されることにより、高次の視覚領域で処理されるようになる
方位残効の座標		
網膜座標だけで生じるか 空間座標でも生じるかが 明確でない	空間座標における方位残効が 観察された	方位残効はV1だけでなく、より高次の領域でも処理される
心理物理学測定法		条件付けを用いた測定法
主観的バイアスの影響を 避けることが困難		主観的バイアスの影響を受けない、より客観的な測定法

第 2 章と第 3 章では、方位残効と運動残効が周辺に提示した形状の情報に随伴して生じることが明らかになった。従来の随伴性残効では、組み合わさる 2 つの視覚特徴が同じ一つの刺激に属していた。本研究は、方位残効と運動残効が、同じ 1 つの刺激内の視覚特徴からだけでなく、周辺の情報からも影響を受けることを示した。また、随伴性残効は、2 つの視覚特徴の連合 (Barlow, 1990; Murch, 1976; Skowbo, 1984) と、もともと 2 つの視覚特徴に選択性を持つ単一の神経細胞の順応 (McCollough, 1965; Stromeyer, 1978) のどちらのメカニズムによるものかが明らかでなかった。本研究で残効が順応刺激に属さない周辺情報に随伴して生じたことから、随伴性残効は 2 つの視覚特徴の連合によって生じるという考えが支持された。

さらに、これらの周辺情報随伴性残効がどの座標において生じるかを調べることで、どの視覚領域でこれらの効果が処理されているのかを検討した。周辺情報随伴性

方位残効は、網膜座標においてのみ生じたことから、比較的低次の領域で処理されていることが示唆された。一方、周辺情報随伴性運動残効は、網膜座標だけでなく空間座標においても生じたことから、比較的高次の領域で処理されていることが示唆された。これは、運動の情報が形状の情報と結びつくことによって、運動のみを処理する領域より高次の領域で処理されるようになったことを示唆している。視覚システムは、低次の領域から高次の領域へ情報を送る過程で、単純な視覚特徴を統合することによって複雑な視覚表象をつくりあげていると広く考えられている。しかし、実際にそのような仕組みを支持する現象は、特にヒトの行動においては十分に示されてこなかった。本研究で観察された周辺情報随伴性運動残効は、このような視覚システムにおける階層的な統合処理の仕組みを直接的に支持するものである。随伴性残効は、視覚システムにおける統合処理の過程を検討するための有効な手段である。低次の視覚特徴以外にも、物体、顔、文字などのより高次の視覚情報を用いることにより、これらの情報の脳内処理過程について検討することができる。

第4章では、方位残効が網膜座標だけでなく、空間座標においても観察された。方位残効は、神経細胞の活動記録(DeYoe & Van Essen, 1988; Hubel & Wiesel, 1959; 1968)や、残効の両眼間転移の結果(Virsu & Taskinen, 1975; Walker, 1978)から、V1で処理されていることが示唆されてきた。しかし、本研究の結果から、V1だけでなく、より高次の領域も方位残効の処理に関与している可能性が示唆された。V2、V3、V4などの視覚皮質は網膜座標から空間座標へ変換を行う中間段階の処理に関与している可能性があると考えられている(Melcher, 2005)。方位残効は、このような、より高次の視覚領域でも処理されているかもしれない。さらにこれは、方位の情報がV1だけでなく、高次の皮質を含むより広範囲の視覚領域の相互作用によって処理されている可能性を示唆する。

第4章では、分化瞬目条件付けによる測定法を用いることによって、効果が弱い空間座標における方位残効を観察した。従来の心理物理学的測定は観察者の主観的判断に依存しているので、主観的なバイアスの影響を避けることが困難であった。一方、条件付けは意識と独立であることが示されている(Clark & Squire, 1998; Raio et al., 2012; Bekinschtein et al., 2009; Arzi et al., 2012)。また、瞬目条件付けは、小脳や脳幹を基盤とする低次の学習メカニズムによって処理されている

(Freeman & Steinmetz, 2011)。したがって、本研究で用いた分化瞬目条件付けによる測定は、心理物理学的測定より主観的バイアスの影響を受けにくく、残効などの知覚的現象の効果に対してより高い感度を持つと考えられる。この測定法は、心理物理学的測定の主観性の問題を解決した手法として、残効以外にも様々な知覚、認知の処理過程の検討に用いることができると考えられる。

引用文献

- Afraz, SR., & Cavanagh, P. (2008) Retinotopy of the face aftereffect. *Vision Research*, 48, 42–54.
- Albright, TD. (1984) Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 52, 1106–1130.
- Albright, TD., & Stoner, GR. (2002) Contextual influences on visual processing. *Annual Review of Neuroscience*, 25, 339–379.
- Allman & Kaas (1971) A representation of the visual field in the caudal third of the middle temporal gyrus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Brain Research*, 31, 85-105.
- Anstis, SM., & Harris, JP. (1974) Movement aftereffects contingent on binocular disparity. *Perception*, 3, 153–168.
- Arzi, A., Shedlesky, L., Ben-Shaul, M., Nasser, K., Oksenberg, A., Hairston, IS., & Sobel, N. (2012). Humans can learn new information during sleep. *Nature Neuroscience*, 15, 1460–1465.
- Barlow, HB. (1990) A theory about the functional role and synaptic mechanism of visual after-effects. In C. Blakemore (Ed.), *Vision: Coding and efficiency* (pp. 363–375). Cambridge: Cambridge University Press.
- Barlow, HB., & Hill, RM. (1963) Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural after-effects. *Nature*, 200, 1345-1347.
- Bekinschtein, TA., Shalom, DE., Forcato, C., Herrera, M., Coleman, MR., Manes, FF., & Sigman, M. (2009). Classical conditioning inquest consciousness the vegetative and minimally conscious state. *Nature Neuroscience*, 12, 1343–1349.
- Biber, U., & Ilg, UJ. (2011). Visual stability and the motion aftereffect: A psychophysical study revealing spatial updating. *Plos ONE*, 6,

e16265

- Blakemore, C., & Campbell, FW. (1969) On the existence of neurons in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *Journal of Physiology*, 203, 237–260.
- Blakemore, C., & Tobin, EA. (1972) Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. *Experimental Brain Research*, 15, 439–440.
- Boynton, GM., Demb, JB., Glover, GH., & Heeger, DJ. (1999) Neuronal basis of contrast discrimination. *Vision Research*, 39, 257–269.
- Boynton, GM., & Finney, EM. (2003) Orientation-specific adaptation in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 23, 8781–8787.
- Braddick, O., Campbell, FW., & Atkinson, J. (1978) Channels in vision: Basic aspects. In R. Held, H. W. Leibowitz, & H. L. Teuber (Eds.). *Handbook of sensory physiology* (Vol. 8, pp. 3–38). Berlin: Springer.
- Bremmer, F. (2000) Eye position effects in macaque area V4. *Neuroreport*, 11, 1277–1283.
- Burkhalter, A., & Van Essen, DC. (1986) Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 6, 2327–2351.
- Burr, DC., & Morrone, MC. (2011) Spatiotopic coding and remapping in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 366, 504–515.
- Burr, DC., Morrone, MC., & Vaina, L. (1998) Large receptive fields for optic flow detection in humans. *Vision Research*, 38, 1731–1743.
- Burr, DC., & Thompson, P. (2011) Motion psychophysics: 1985–2010. *Vision Research*, 51, 1431–1456.
- Clark, RE., & Squire, L. (1998) Classical conditioning and brain system: the role of awareness. *Science*, 280, 77–81.
- Crespi, S., Biagi, L., d'Avossa, G., Burr, DC., Tosetti, M., & Morrone, MC. (2011) Spatiotopic coding of BOLD signal in human visual

- cortex depends on spatial attention. *Plos ONE*, 6, e21661.
- d'Avossa, G., Tosetti, M., Crespi, S., Biagi, L., Burr, DC., & Morrone, MC. (2007) Spatiotopic selectivity of BOLD responses to visual motion in human area MT. *Nature Neuroscience*, 10, 249–255.
- DeYoe, EA., & Van Essen DC. (1988) Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 11, 219–226.
- Dragoi, V., Sharma, J., Miler, EK., & Sur, M. (2003) Dynamics of neuronal sensitivity in visual cortex and local feature discrimination. *Nature Neuroscience*, 5, 883–891.
- Dragoi, V., Sharma, J., & Sur, M. (2000) Adaptation-induced plasticity of orientation tuning in adult visual cortex. *Neuron*, 28, 287–298.
- Duhamel, J., Bremmer, F., BenHamed, S., & Graf, W. (1997) Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature*, 389, 845–848.
- Durkin, FH. (1996) Visual aftereffect of texture density contingent on color of frame. *Perception & Psychophysics*, 58, 207–223.
- Edwards, M., & Badcock, DR. (1993) Asymmetries in the sensitivity to motion in depth: A centripetal bias. *Perception*, 22, 1013–1023.
- Ezzati, A., Golzar, A., & Afraz, AR. (2008) Topography of the motion aftereffect with and without eye movements. *Journal of Vision*, 8(14). 23.1–16.
- Favreau, OE., Emerson, VF., & Corballis, MC. (1972) Motion perception: A color-contingent aftereffect. *Science*, 176, 78–79.
- Freeman, JH., & Steinmetz, AB. (2011) Neural circuitry and plasticity mechanisms underlying delay eyeblink conditioning. *Learning & Memory*, 18, 666–677.
- Frisby, JP. (1979). *Seeing: Illusion, Brain and Mind*. Oxford: Oxford University Press.
- Gallant, JL., Braun, J., & Van Essen, DC. (1993). Selectivity for polar, hyperbolic, and cartesian gratings in macaque visual cortex. *Science* 259, 100–103.

- Galletti, C., Battaglini, PP., & Fattori, P. (1993) Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. *Experimental Brain Research*, 96, 221–229.
- Galletti, C., Battaglini, PP., & Fattori, P. (1995) Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 7, 2486–2501.
- Gegenfurtner, KR., Kiper, DC., & Fenstemaker, SB.(1996) Processing of color, form, and motion in macaque area V2. *Visual Neuroscience*, 13, 161-172
- Georgeson, M. (2004) Visual aftereffects: Cortical neurons change their tune. *Current Biology*, 14, R751-R753.
- Gibson, JJ., & Radner, M. (1937) Adaptation, after-effect and contrast in the perception of tilted lines. I. Quantitative studies. *Journal of Experimental Psychology*, 20. 453-467.
- Gilbert, CD., & Wiesel, T. (1990) The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat. *Vision Research*, 30, 1689–1701.
- Golomb, JD., & Kanwisher, N. (2012) Retinotopic memory is more precise than spatiotopic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 1796–1801.
- Halverson, HE., Hubbard, EM., & Freeman, JH. (2009) Stimulation of the lateral geniculate, superior colliculus, or visual cortex is sufficient for eyeblink conditioning in rats. *Learning & Memory*, 26, 300-307.
- Hein, E., & Cavanagh, P. (2012) Motion correspondence in the ternus display shows feature bias in spatiotopic coordinates. *Journal of Vision*, 12(7). 16, 1–14.
- Held, R., & Shattuck, SR. (1971) Color- and edge-sensitive channels in the human visual system: Tuning for orientation. *Science*, 174, 314–316.

- Hepler, N. (1968) Color: A motion-contingent aftereffect. *Science*, 162, 376–377.
- Hidaka, S., Teramoto, W., Kobayashi, M., & Sugita, Y. (2011) Sound-contingent visual motion aftereffect. *BMC Neuroscience*, 12:44.
- Hubel, DH., & Wiesel TN. (1959) Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, 148, 574-591.
- Hubel, DH., & Wiesel TN. (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, 195, 215-243.
- Jenkins R, Beaver JD, & Calder AJ. (2006) I thought you were looking at me: direction-specific aftereffects in gaze perception. *Psychological Science*, 17, 506-513.
- Johnson, EM., Hawken, NJ., & Shapley, R. (2008) The orientation selectivity of color-responsive neurons in macaque V1. *Journal of Neuroscience*, 28, 8096-8106.
- Kaufman, L. (1979) *Perception: The world transformed*. New York: Oxford University Press.
- Knapen, T., Rolfs, M., & Cavanagh, P. (2009) The reference frame of the motion aftereffect is retinotopic. *Journal of Vision*, 9(5). 16, 1–6.
- Knapen, T., Rolfs, M., Wexler, M., & Cavanagh, P. (2010) The reference frame of the tilt aftereffect. *Journal of Vision*, 10(1), 8, 1–13.
- Knierim, JJ., & Van Essen, DC. (1992) Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 67, 961–980.
- Kohn, A., and Movshon, J.A. (2004). Adaptation changes the direction tuning of macaque MT neurons. *Nature Neuroscience*, 7, 764-772.
- Lamme, VAF. (1995) The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 15, 1605–1615.
- Leopold, DA., O'Toole, AJ., Vetter, T., & Blanz, V. (2001) Prototype-referenced shape encoding revealed by high-level aftereffects. *Nature*

- Neuroscience, 4, 89–94.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240, 740-749.
- Loomis, JM., & Nakayama, K. (1973) A velocity analogue of brightness contrast. *Perception*, 2, 425–427.
- Mather, G., Pavan, A., Bellacosa, RM., & Casco, C. (2012) Psychophysical evidence for interactions between visual motion and form processing at the level of motion integrating receptive fields. *Neuropsychologia*, 50, 153–159.
- Mathôt, S., & Theeuwes, J. (2013) A reinvestigation of the reference frame of the tilt-adaptation aftereffect. *Scientific Reports*, 3, 1152.
- Maunsell, JH., & Van Essen, DC. (1983) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of Neurophysiology*, 49, 1127–1147.
- May, JG., & Matterson, HH. (1976) Spatial frequency-contingent color aftereffects. *Science*, 192, 145–147.
- Mayhew, EW., & Anstis, SM. (1972) Movement aftereffects contingent on color, intensity, and pattern. *Perception & Psychophysics*, 12, 77–85.
- McCollough, C. (1965) Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. *Science*, 149, 1115–1116.
- McKeefry, DJ., Laviers, EG., & McGraw, PV. (2006) The segregation and integration of colour in motion processing revealed by motion after-effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273, 91-99.
- Melcher, D. (2005) Spatiotopic transfer of visual-form adaptation across saccadic eye movements. *Current Biology*, 15, 1745–1748.
- Melcher, D. (2007) Predictive remapping of visual features precedes saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, 10, 903–907.

- Melcher, D., & Morrone, MC. (2015) Nonretinotopic visual processing in the brain. *Visual Neuroscience*, 32, E017.
- Meng, X., Mazzoni, P., & Qian, N. (2006) Cross-fixation transfer of motion aftereffects with expansion motion. *Vision Research*, 46, 3681–3689.
- Michael, CR. (1978) Color vision mechanisms in monkey striate cortex: dual-opponent cells with concentric receptive fields. *Journal of Neurophysiology*, 41, 572–588.
- Mikami, A., Newsome, WT., & Wurtz, RH. (1986) Motion selectivity in macaque visual cortex. I. Mechanisms of direction and speed selectivity in extrastriate area MT. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1308-1327.
- Mollon, JD. (1974). After-effects and the brain. *New Scientist*, 61, 479–482.
- Morgan, M., Dillenburger, B., Raphael, S., & Solomon, JA. (2012) Observers can voluntarily shift their psychometric functions without losing sensitivity. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 74, 185–193.
- Muller, JR., Metha, AB., Krauskopf, J., & Lennie, P. (1999). Rapid adaptation in visual cortex to the structure of images. *Science*, 285, 1405-1408.
- Murch, GM. (1972) B&ocular relationships in a size and color orientation specific aftereffect. *Journal of Experimental Psychology*, 93, 30-34.
- Murch, GM. (1974) Color contingent motion aftereffects: Single or multiple levels of processing? *Vision Research*, 14, 1181–1184.
- Murch, GM. (1976) Classical conditioning of the McCollough effect: temporal parameters. *Vision Research*, 16, 615-619.
- Nakamura, K., & Colby, CL. (2002) Updating of the visual representation in monkey striate and extrastriate cortex during saccades. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

- States of America, 99, 4026–4031.
- Nawrot, M., & Sekuler, R. (1990) Assimilation and contrast in motion perception: Explorations in cooperativity. *Vision Research*, 30, 1439–1451.
- Nishida, S. (2011) Advancement of motion psychophysics: Review 2001–2010. *Journal of Vision*, 11(5). 11, 1–53.
- Nishida, S., Ashida, H., & Sato, T. (1994). Complete interocular transfer of motion aftereffect with flickering test. *Vision Research*, 34, 2707–2716.
- Nishida, S., Ledgeway, T., & Edwards, M (1997) Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Research*, 37, 2685–2698.
- Pavan, A., Marotti, RB., & Mather, G. (2013) Motion-form interactions beyond the motion integration level: Evidence for interactions between orientation and optic flow signals. *Journal of Vision*, 13(6). 16, 1–13.
- Poppel, E. (1986) Long-range colour-generating interactions across the retina. *Nature*, 320, 523–525.
- Potts, MJ., & Harris, JP. (1975) Movement aftereffects contingent on the colour or pattern of a stationary surround. *Vision Research*, 15, 1225–1230.
- Price, NS., Greenwood, JA., & Ibbotson, MR. (2004) Tuning properties of radial phantom motion aftereffects. *Vision Research*, 44, 1971–1979.
- Raio, C. M., Carmel, D., Carrasco, M., & Phelps, EA. (2012) Nonconscious fear is quickly acquired but swiftly forgotten. *Current Biology*, 22, R477–R479.
- Raymond, JE. (1994) Directional anisotropy of motion sensitivity across the visual field. *Vision Research*, 34, 1029–1037.
- Riesenhuber, M., & Poggio, T. (1999) Hierarchical models of object recognition in cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 1019–1025.

- Sharpe, LT., Harris, JP., Fach, CC., & Braun, DI. (1991) Contingent aftereffects: Lateral interactions between color and motion. *Perception & Psychophysics*, 49, 434–447.
- Sillito, AM., Grieve, KL., Jones, HE., Cudeiro, J., & Davis, J. (1995) Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, 378, 492–496.
- Skowbo, D. (1984) Are McCollough effects conditioned responses? *Psychological bulletin*, 96, 215–226.
- Snowden, RJ., & Milne, AB. (1997) Phantom motion after effects – Evidence of detectors for the analysis of optic flow. *Current Biology*, 7, 717–722.
- Snyder, LH., Grieve, KL., Brotchie, P. & Andersen, RA. (1998) Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature*, 394, 887–891.
- Storrs, KR. (2015) Are high-level aftereffects perceptual? *Frontiers in Psychology*, 6, 157.
- Stromeyer, CF. (1972) Contour-contingent color aftereffects: Retinal area specificity. *American Journal of Psychology*, 85, 227–235.
- Stromeyer, CF. (1978) Form-color aftereffects in human vision. In Held, R., Leibowitz, HW., & Teuber, HL. (Eds), *Handbook of sensory physiology, Perception*, Berlin, Springer.
- Teramoto, W., Hidaka, S., & Sugita, Y. (2010) Sounds move a static visual object. *Plos ONE*, 5: e12255.
- Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005) Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8, 1096–1101.
- Turi, M., & Burr, DC. (2012). Spatiotopic perceptual maps in humans: Evidence from motion adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 3091–3097.
- Van Essen, DC., & Maunsell, JH. (1983) Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 6, 370–375.

- Virsu, V., & Taskinen, H. (1974) Central inhibitory interactions in human vision. *Experimental Brain Research*, 23, 65-74.
- Walker, P. (1978) Orientation-selective inhibition and binocular rivalry. *Perception*, 7, 207-214
- Webster, MA., Kaping, D., Mizokami, Y., & Duhamel, P. (2004) Adaptation to natural facial categories. *Nature*, 428, 557–561.
- Webster, MA., & MacLin, OH. (1999) Figural aftereffects in the perception of faces. *Psychonomic Bulletin & Review*, 6, 647–653
- Wenderoth, P., & Wiese, M. (2008) Retinotopic encoding of the direction aftereffect. *Vision Research*, 48, 1949–1954.
- Yamashita, JA., Hardy, JL., De Valois, KK., & Webster, MA. (2005) Stimulus selectivity of figural aftereffects for faces. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 31, 420–437.
- Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014) The reference frame of visual motion priming depends on underlying motion mechanisms. *Journal of Vision*, 14(1). 10, 1–19.
- Zimmermann, E., Morrone, MC., Fink, GR., & Burr, DC. (2013) Spatiotopic neural representations develop slowly across saccades. *Current Biology*, 23, R193–R194.